UNIVERSITY OF TORONTO
3 1761 01532065 8

Digitized by the Internet Archive
in 2010 with funding from
University of Ottawa

http://www.archive.org/details/recherchessurlor00embe

RECHERCHES

SUR L'ORIGINE ET L'ÉVOLUTION

DES PLASTIDES

CHEZ LES PTÉRIDOPHYTES

Contribution à l'étude de la Cellule végétale

I

490 c

RECHERCHES

SUR L'ORIGINE ET L'ÉVOLUTION

DES PLASTIDES

CHEZ LES PTÉRIDOPHYTES

Contribution à l'étude de la Cellule végétale

PAR

LOUIS EMBERGER

Docteur ès sciences,
Pharmacien,
Ancien Préparateur à la Faculté de Médecine
et de Pharmacie.

Avec 21 figures dans le texte

ET 10 PLANCHES HORS TEXTE

PARIS

LIBRAIRIE OCTAVE DOIN

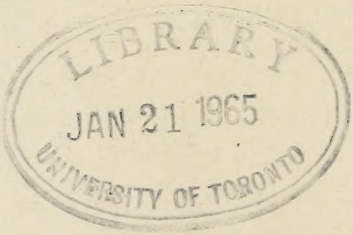
GASTON DOIN, ÉDITEUR

8, PLACE DE L'ODÉON, 8

1921

Tous droits réservés.

QK
521
E5



955129

RECHERCHES SUR L'ORIGINE

ET

L'ÉVOLUTION DES PLASTIDES

CHEZ LES PTÉRIDOPHYTES

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE CYTOLOGIQUE DE LA CELLULE VÉGÉTALE

AVANT-PROPOS

En livrant à la publicité les résultats de nos recherches nous associons, dans une même pensée reconnaissante, tous ceux qui nous ont encouragé et guidé.

A M. A. Guilliermond qui fut toujours pour nous le Maître incontesté, nous dédions cette thèse en lui exprimant notre profonde, notre inaltérable reconnaissance. Nous n'oublierons jamais les moments passés auprès de lui, dans un contact qu'il a bien voulu rendre intime avec sa pensée scientifique si vivifiante et si sûre ; nous nous souviendrons toujours de l'exquise amabilité dont il fit preuve, constamment, vis-à-vis d'un élève souvent un peu ingrat, et qui profitait parfois bien mal de ses conseils.

Nous devons des sentiments de respectueuse gratitude à M. le professeur Gaston Bonnier, Membre de l'Institut ; en présentant nos Notes à l'Académie des Sciences il nous a apporté un inappréciable encouragement.

Notre reconnaissance est grande aussi envers M. le professeur R. Gérard, qui nous a ouvert les portes de son

Laboratoire, nous procurant ainsi, avec ses conseils, les ressources indispensables à l'accomplissement de nos travaux. M. Chifflot, chef des Travaux de Botanique et M. Faucheron, préparateur, ont bien voulu, en maintes occasions, avec une inépuisable complaisance, nous faciliter nos recherches. Nous sommes heureux de leur adresser nos très vifs remerciements.

Enfin M. le professeur Policard, en acceptant dans les *Archives de Morphologie générale* cet encombrant mémoire, nous a créé envers lui un grand devoir de reconnaissance dont nous tenons à nous acquitter ici.

En pensant dans cet avant-propos à M. G. Mangenot nous sommes heureux de témoigner à notre excellent ami l'expression de notre meilleure amitié et de nos sentiments très reconnaissants pour les innombrables services qu'il nous a rendus au cours de nos recherches. Nous ne faisons ainsi que rendre justice à un caractère très loyal et très dévoué.

Nous tenons, en terminant, à dire à M. le professeur Depéret, membre de l'Institut, combien nous sommes fier de l'honneur qu'il nous fait en acceptant de présider le jury de cette thèse. Que M. le professeur Couvreur, dont les bienveillants conseils nous ont guidé, jadis, à nos débuts dans les Sciences Naturelles, soit assuré du grand plaisir que nous cause sa présence parmi les savants qui vont juger nos travaux.

INTRODUCTION

Les méthodes cytologiques employées jusqu'à ces dernières années ont permis d'observer le noyau dans tous les détails de sa structure et de ses attitudes fonctionnelles. Malheureusement aucune de ces méthodes ne conservait le cytoplasme pour en permettre l'étude. L'introduction récente de techniques dites mitochondriales, a permis de réaliser une meilleure fixation du protoplasme et d'en conserver certains éléments constitutifs, les mitochondries, qui, jusqu'à présent, avaient échappé à toute investigation. Ces méthodes ont été le point de départ d'une série de travaux de la plus haute importance, aussi bien sur la cellule animale que sur la cellule végétale. Elles ont démontré, pour ce qui concerne cette dernière, que les plastides ou leucites sont assimilables aux mitochondries. Les premiers résultats n'ont pas échappé, comme il fallait s'y attendre, à certaines erreurs, qu'une analyse de plus en plus précise a permis peu à peu de rectifier. En outre, ces travaux ont été l'objet de nombreuses controverses, parce que toute notion nouvelle ne s'introduit que lentement dans la Science.

Notre but, en abordant cette étude, est d'apporter une

contribution à l'étude du cytoplasme de la cellule végétale et de ses constituants morphologiques, d'essayer d'éclaircir les points discutés et surtout de résoudre la question de l'origine des plastides dans un Embranchement où elle était encore à peine connue, celui des Cryptogames Vasculaires.

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE DE LA QUESTION ET TECHNIQUE

I. — ÉTAT DE LA QUESTION DES MITOCHONDRIES

Les premiers travaux sur la structure du cytoplasme et sur ses constituants morphologiques ont pour objet la cellule animale. Les mitochondries étaient déjà bien connues chez les Animaux, lorsqu'on a songé à les déceler chez les Végétaux. Il est donc indispensable, à quiconque veut acquérir des idées sur la structure cytoplasmique de la cellule végétale, de connaître les faits établis depuis longtemps en cytologie animale.

Nous envisagerons donc dans cet aperçu historique :

1° Les recherches sur la cellule animale.

2° Les recherches sur la cellule végétale.

1° Recherches sur la cellule animale. — On nous permettra d'être bref sur ce premier paragraphe. La connaissance des résultats les plus remarquables est ici seule indispensable et d'ailleurs d'excellentes revues générales, entre autres celle de Duesberg (1912) et celle, plus récente, de Cowdry (1919) renseigneront le lecteur désireux de plus amples détails.

C'est R. Altmann (1894) qui découvrit dans le protoplasme des cellules animales des organites en forme de grains ou de filaments, qu'il a appelés « *bioblastes* », dont la présence est constante et qui se transmettent

par division. Il leur attribua des fonctions très importantes dans la vie des cellules, en particulier un rôle élaborateur. Altmann, sûr de sa découverte, édifia sur elle des théories hasardeuses qui ne rencontrèrent qu'indifférence ou même hostilité déclarée. Ses résultats furent considérés comme illusoires par tous les cytologistes de son temps. Sa méthode de fixation inspirait d'ailleurs une certaine défiance, ne comportant pas les procédés employés par Flemming ; de plus Altmann mourut, atteint d'une maladie mentale, ce qui acheva le discrédit de ses théories. Peu de temps après cependant, Arnold retrouva des formations très analogues aux bioblastes et qu'il désigna sous le nom de *plasmosomes*.

Mais c'est seulement après les travaux de Benda que l'on admit définitivement l'existence, dans le protoplasme de toute cellule d'organites susceptibles de se diviser et ayant la forme de grains isolés (mitochondries granuleuses) ou réunis en chaînettes (chondriomites), et aussi d'après les recherches de Meves, en forme de bâtonnets ou de filaments allongés, tortueux, onduleux, parfois ramifiés (chondriocontes). Ces formes peuvent passer de l'une à l'autre. Les éléments filamenteux semblent résulter de la croissance des grains et des bâtonnets et les chondriomites du sectionnement des chondriocontes. Ces éléments ont été désignés sous les noms de *mitochondries* (μιτος = fil et χονδρον = grain), ou *chondriosomes*, ou encore *plastosomes*. On s'aperçut bientôt que ces éléments correspondaient aux bioblastes d'Altmann.

Depuis, tous les cytologistes ont retrouvé ces formations dans les cellules des tissus les plus divers et jusque dans les Protozoaires : chaque élément cellulaire possède

un *système mitochondrial*, ou *chondriome*, ou *plastome*, dont les fonctions sont évidemment importantes.

Nous avons dit dans l'Introduction que les méthodes dites mitochondriales sont indispensables pour mettre en évidence ces organites fondamentaux. Nous préciserons ici en disant que ces méthodes reposent sur l'emploi de fixateurs dépourvus d'acide acétique et d'alcool. Ces liquides détruisent le chondriome. Les fixateurs mitochondriaux les plus employés sont des mélanges chromo-osmiques (Altmann, Benda), des mélanges de bichromate de potasse et de formol (Regaud), le formol commercial, etc. Nous reviendrons plus loin d'ailleurs, et avec plus de détails, sur ces techniques. Toutefois nous dirons encore ici que; si les sels de chrome influencent si favorablement la détection des mitochondries, c'est, selon Regaud, parce qu'ils insolubilisent les substances dont elles seraient constituées (Mayer, Schæffer, Fauré-Frémiet). Ainsi fixé, le chondriome est coloré par les teintures les plus diverses (hématoxyline, fuchsine, violet cristal). Ses éléments se détachent toujours dans les préparations réussies avec une extrême netteté sur la masse homogène du cytoplasme. Disons enfin que les mitochondries ne sont pas des artéfacts, car on a pu les observer sur le vivant, avec ou sans coloration vitale (Laguesse, Fauré-Frémiet, R. et H. Lewis). Elles se distinguent du cytoplasme homogène et hyalin par leur réfringence un peu plus accentuée. Elles sont facilement altérables et se transforment sous l'influence des solutions hypotoniques en grosses vésicules aqueuses. Elles ne se colorent vitalement que très difficilement et seulement par des colorants spéciaux (violet de Dahlia, vert Janus). Les recherches de Policard, R. et H. Lewis.

Cowdry ont montré qu'elles sont très sensibles à l'action de la chaleur et qu'une température de 47° à 50° suffit à les détruire.

La majorité des cytologistes tends à attribuer aux mitochondries un rôle élaborateur.

a) On avait remarqué depuis longtemps dans la région externe des cellules sécrétices de certaines glandes, de gros grains évidemment en rapport avec le produit de sécrétion. Ces grains sont particulièrement nets dans le pancréas où Claude Bernard les avait observés en les appelant *grains de zymogène*. Ils existent aussi dans les glandes salivaires. Les travaux de Michaelis, Laguesse, Hoven, sur le pancréas, de Hoven, Regaud, sur les glandes salivaires démontrent que ces grains sont produits par les chondriocontes qui remplissent les cellules glandulaires au repos. Au moment de l'activité, ces chondriocontes se renflent à une de leurs extrémités ou sur divers points de leur trajet en prenant des formes de massues ou de chapelets. Ces renflements s'isolent : ce sont les grains de zymogène. Le chondriome se réduit au fur et à mesure que les grains se multiplient. Au moment de l'excrétion, il ne reste que quelques mitochondries destinées à perpétuer le chondriome.

La même description s'applique à la production, par les mitochondries, dans le rein des Ophidiens, étudié par Regaud, de grains de ségrégation de nature encore inconnue.

b) Les graisses se forment aussi très probablement aux dépens des mitochondries comme l'ont montré Dubreuil et surtout Athias. Ce dernier auteur a décrit dans les cellules interstitielles de l'ovaire de Chauve-Souris des chondriocontes vésiculeux ; la vésicule, remplie de

graisse, brunit par l'acide osmique du fixateur de Benda.

c) Les travaux de Prenant et de son école (Mlle Asvadourova, Verne), les recherches de Luna ont démontré, sur différents objets, la production de pigments aux dépens de certaines mitochondries. Déjà auparavant, Mulon avait observé des faits analogues dans les cellules corticales de la glande surrénale du Cobaye et Policard, dans certaines conditions, avait vu dans les cellules hépatiques les cristaux d'hémoglobine se former aux dépens des chondriocontes.

Bien d'autres travaux pourraient encore être cités dans le même ordre d'idées. Presque tous font ressortir la fonction élaboratrice du chondriome. Il semblerait que les mitochondries ont pour rôle de puiser dans le milieu intérieur les matériaux nécessaires au métabolisme des cellules, pour les élaborer et les excréter, après les avoir profondément transformés (Hypothèse de la fonction éclectique des mitochondries ; Regaud 1911).

Le rôle élaborateur des mitochondries est cependant contesté par un certain nombre d'auteurs (Levi, Guyesse-Pélissier, R. et H. Lewis, etc.).

Beaucoup d'auteurs admettent que certains éléments du chondriome produisent au cours du développement les différenciations cellulaires qui caractérisent les tissus les plus spécialisés de l'organisme. Pour Meves, les mitochondries se transforment en myofibrilles au cours de l'évolution du tissu musculaire. Hoven admet que les neuro-fibrilles des cellules nerveuses adultes dérivent des chondriocontes des cellules embryonnaires, dont les propriétés chimiques se sont modifiées et qui se sont anastomosés en un réseau fibrillaire. Mais le rôle du chondriome dans l'édification de ces différenciations cel-

lulaires paraît moins bien établi que son rôle élaborateur. Il est certain cependant, que, dans divers tissus, les mitochondries changent de propriétés chimiques et modifient quelque peu leurs formes. Elles deviennent en général très résistantes vis-à-vis des agents fixateurs. C'est ainsi que dans les tubes contournés du rein des Mammifères on connaît depuis longtemps un segment spécial où les cellules apparaissent traversées par de gros bâtonnets rigides (bâtonnets de Heidenhain) ; ces formations représentent le chondriome, comme on le sait maintenant.

Nous retrouverons avec les plastes végétaux des modifications physico-chimiques et morphologiques analogues de certaines mitochondries.

Enfin, et nous reviendrons ultérieurement sur ce point, les mitochondries joueraient un rôle dans l'hérédité. Cette idée émise par Altmann, Delage, et surtout Meves, a été vivement combattue. Nous dirons ce que nous croyons qu'il faut en penser.

2° Recherches sur la cellule végétale. — Les mitochondries n'ont été décélées que tardivement (1904) dans le Règne végétal. Mais, pour la bonne intelligence de la question du chondriome des Végétaux, il faut étudier d'abord certaines formations cytoplasmiques spéciales à la cellule végétale, et depuis longtemps connues : les *leucites* ou *plastides* [1], qui, on le verra, ne sont autre chose que des mitochondries.

1. Van Tieghem a donné à ces organites le nom de leucites. Ce terme qui a prédominé en France, bien que postérieur à celui de plastide, a l'inconvénient de n'avoir aucune signification précise. Le terme de chloroleucite est d'ailleurs contradictoire. On doit à notre avis préférer, avec Guilliermond, le nom plus précis de plastide, créé par Schimper, et qui indique la propriété fondamentale de ces éléments, qui est l'élaboration.

Les *plastides* ou *plastes* ou *leucoplastes* lorsqu'ils sont inactifs ont été découverts par Schimper en 1880. Ce sont, d'après cet auteur, des corpuscules apparemment protéiques de formes très variables et chargés d'élaborer diverses substances telles que la chlorophylle ou les pigments. Avant Schimper, on admettait, que ces produits apparaissaient à l'intérieur du protoplasme à la suite de condensations, de différenciations de la substance albuminoïde fondamentale, processus toujours assez vagues et sur lesquels les divers auteurs s'accordaient mal (Mulder, Sachs, Haberlandt, Gris, Trécul). Dans une série de patientes recherches, W. Schimper montra que l'amidon n'est jamais élaboré par le cytoplasme lui-même, mais est toujours le produit de l'activité d'organites spéciaux, les *amyloplastides* ou *amyloplastes*. Si les plastes supportent de la chlorophylle, ce sont des *chloroplastes* ou *chloroplastides*. Enfin il constate en même temps que les pigments rouges (carotine) et jaunes (xanthophylle) des fleurs, des fruits et de certaines racines sont aussi élaborés dans l'intérieur d'organites analogues qu'il nomme *chromoplastes* ou *chromoplastides*.

Tous ces plastes ou plastides sont, d'après Schimper, des corps albuminoïdes et des organites constants, doués d'une vie propre, capables de se multiplier par division. Ils se transmettent ainsi, par l'intermédiaire de l'œuf, d'un individu à l'autre : ils sont susceptibles de nombreuses métamorphoses ; d'abord indifférenciés sous forme de leucoplastes, ces éléments peuvent se transformer en amyloplastes et en chloroplastes, et ceux-ci évoluer en chromoplastes.

Les chloroplastes résultent toujours de la différenciation de leucoplastes, qui s'accroissent et s'imprègnent

de chlorophylle. Les chromoplastes proviennent, soit de la différenciation de leucoplastes ou d'amyloplastes soit, comme il a été dit plus haut, d'une transformation des chloroplastes. Schimper admet que ces organites sont présents dans l'œuf à l'état de leucoplastes, mais il s'appuie surtout, pour soutenir cette théorie, sur les travaux de Schmitz qui ont démontré la persistance des chloroplastes chez beaucoup d'Algues (Chlorophycées et Siphonées) et il ne peut fournir aucune preuve décisive de cette origine dans les végétaux supérieurs. Ces organites resteraient sous cette forme dans les tissus incolores, en particulier dans la racine. Dans la tige et la feuille au contraire, ils se changeraient en chloroplastes, tandis que dans les fleurs et les fruits ils se métamorphoseraient en chromoplastes.

Cependant Schimper n'arrive à différencier que rarement les plastides dans les méristèmes et admet alors que leur petitesse et la densité du cytoplasme les rendent invisibles.

Presque à la même époque, A. Meyer confirme les résultats de Schimper et admet que les plastes, qu'il appelle *trophoplastes*, sont des organites permanents de la cellule et ne se forment que par division. Ils apparaissent sous forme de leucoplastes auxquels A. Meyer donne le nom d'*anaplastes*, puis ils peuvent évoluer ultérieurement en chloroplastes auxquels cet auteur réserve le nom d'*autoplastes* ou en chromoplastes.

Courchet et Bredow, puis longtemps après, Famintzin et Miller vérifient et confirment les résultats de Schimper et Arthur Meyer. Tous ces auteurs admettent que les plastides sont des organites permanents de la cellule et qu'ils persistent pendant tout le cycle évolutif de la plante en conservant leur individualité.

Une autre catégorie de plastides, des plastides formateurs de graisse, fut ensuite mise en évidence par Wakker sous le nom d'*oléoplastes*; mais ces éléments restent encore énigmatiques.

Enfin, à la suite des travaux de de Vries et Went, qui considèrent les vacuoles comme des organites permanents de la cellule, au même titre que les plastides et incapables de se former autrement que par division de vacuoles préexistantes, Van Tieghem a cru pouvoir rapprocher les vacuoles des plastides en les désignant sous le nom d'*hydroleucites*. Comme les plastides ordinaires, ces hydroleucites élaboreraient diverses substances et notamment des substances protéiques et donneraient naissance aux grains d'aleurone.

Cependant les résultats de ces auteurs, reposant exclusivement sur des observations vitales, souvent fort délicates, n'apportaient pas de résultats absolument décisifs : ils ne démontraient pas d'une manière précise que l'amidon peut naître aux dépens de l'amyloplastide ; enfin ils laissaient subsister une grande obscurité dans la question de l'origine des plastides chez les Végétaux supérieurs. Aussi ces travaux, malgré leur grand intérêt et la solidité de leurs résultats, furent l'objet des plus vives controverses. Nægeli, Godfrin, Belzung, Eberdt, d'Arbaumont et, plus récemment, Vouk, admettent que les plastides naissent soit d'une métamorphose des grains d'amidon, soit d'une différenciation cytoplasmique, et contestent la formation des grains d'amidon aux dépens des leucoplastes. Plus récemment encore, Schiller admet que les chloroplastes résultent d'une différenciation de granules émanés du noyau.

La question était donc des plus confuses et ne pouvait

être résolue que par la découverte d'une méthode permettant la différenciation des plastides sur coupes fixées et colorées. Les techniques mitochondriales qui respectent la structure protoplasmiques et colorent ses éléments constitutifs étaient destinées à faire grandement progresser la question des plastides. Cependant, depuis 1904, année où Meves découvrit les mitochondries végétales dans les cellules nourricières des grains de pollen des Nymphéacées, jusqu'à 1910, l'étude des plastides fut négligée. Les chercheurs de cette période Meves, Tischler, Smirnow, Duesberg et Hoven, Nicolosi-Roncati, se bornèrent à déceler dans certaines cellules végétales (cellules embryonnaires ou cellules nourricières des grains de pollen) un chondriome identique à celui de la cellule animale.

La question des plastes entre dans une nouvelle phase avec les travaux de Pensa (1910). En observant les ovaires de diverses fleurs (*Lilium candidum*, *Tulipa Gessneriana*, *Papaver Rhoeas*, *Rosa thea*, *Solanum tuberosum*) ce savant montre que, dans les carpelles, les chloroplastes résultent de la transformation de petits éléments filamenteux présentant les caractères morphologiques des mitochondries animales. Pensa décrit la transformation de filaments semblables à des chondriocontes qui se segmentent en chaînes de petits grains ; puis ces grains se séparent après avoir augmenté de volume et deviennent des chloroplastes typiques, tout en conservant la propriété de se diviser. Pensa n'osa pas assimiler ces filaments initiaux à des chondriocontes. Toutefois, il émet l'hypothèse que les chloroplastes pourraient résulter de la transformation directe des mitochondries.

L'année suivante un élève de Strasburger, Lewitsky

applique une méthode mitochondriale (méthode de Meves) à l'étude de la plantule d'Asperge : il met en évidence des chondriocontes typiques, lesquels s'épaississent dans la jeune tige pour former progressivement des chloroplastes.

Presque en même temps, paraissent les premières notes de Guilliermond dans lesquelles ce savant, étudiant la plantule d'Orge au moyen d'une autre méthode mitochondriale (méthode de Regaud) arrive aux mêmes conclusions que Pensa et Lewitsky. Il démontre d'une manière plus précise que cela n'avait été fait jusqu'alors que ce sont les mitochondries (chondriocontes) des tissus indifférenciés de la plantule qui, tout en augmentant de taille, produisent les chloroplastes des organes verts. En même temps il démontre que, dans le tubercule de pomme de terre, les leucoplastes résultent d'une légère différenciation des mitochondries préexistantes, et il suit toutes les phases de la formation de l'amidon au sein des leucoplastes.

Malgré les protestations d'Arthur Meyer et de Lundgard, qui admettent que les mitochondries ne sont que des artifices de préparation résultant de la désorganisation des plastides sous l'influence des fixateurs, les faits vérifiant ces premiers résultats s'accumulèrent rapidement.

En 1912 Lewitsky décrit au sommet de la tige de l'*Elodea canadensis* la transformation des chondriocontes en chloroplastes. En même temps, il réussit à observer vitalement les mitochondries dans le bourgeon d'*Elodea* et fait une étude de l'action des fixateurs sur le chondriome, ce qui lui permet de constater que les mitochondries de la cellule végétale se comportent de la

même manière que celles de la cellule animale. Un semblable processus de transformation des chondriocontes en chloroplastes est observé par Forenbacher dans les bourgeons de *Tradescantia virginica*. Mais, dans cette même année 1912, c'est surtout Guilliermond qui découvre les faits probants. Il démontre l'origine mitochondriale des chloroplastes dans les plantules de Haricot, de Ricin, de Pois. Il décrit, dans les racines de diverses plantes, l'origine mitochondriales des leucoplastes, par accroissement de volume des chondriocontes (*Phajus*) ou même sans modifications préalables : dans ce dernier cas, le filament mitochondrial forme un ou plusieurs renflements dans lesquels se dépose de l'amidon, que l'on peut colorer par le réactif iodo-ioduré.

Orman décrit des mitochondries dans le sac embryonnaire des Liliacées.

A la fin de cette année 1912 paraissent simultanément deux travaux très importants de Pensa et de Guilliermond. Pensa développe ses résultats antérieurs par l'examen d'un grand nombre d'autres plantes. Il admet que les plastides dérivent d'une partie des mitochondries des cellules embryonnaires. Mais il constate que tous les éléments du chondriome ne subissent pas la transformation en plastides et que, dans les cellules adultes, il reste toujours un certain nombre de mitochondries indifférenciées. Il pense que ces dernières ont la même signification que celles qui se transforment en chloroplastes ; néanmoins il fait des réserves sur ce point.

Guilliermond consacre une longue étude à la même question, expose des résultats définitifs et en dégage une théorie. Il démontre, par des comparaisons, l'analogie complète qui existe entre les mitochondries de la cellule

animale et celles décrites récemment dans la cellule végétale. Il donne des preuves indiscutables de l'origine mitochondriale des plastides et est le premier à attribuer aux mitochondries, dans la cellule végétale, le rang d'organites morphologiques permanents. Il confirme, en l'élargissant, la théorie de Schimper et de Meyer et il considère que les plastides appartiennent aux mitochondries et que, par conséquent, ils ont un rôle beaucoup plus général que celui que leur ont attribué ces deux auteurs. Les mitochondries sont donc selon lui des organites communs à la cellule animale et à la cellule végétale et jouent un rôle dans l'élaboration de beaucoup de produits.

Ainsi, le rôle élaborateur du chondriome était définitivement établi dans la cellule végétale. Les images observées par Lewitsky, Forenbacher et surtout Guilliermond ne laissaient plus aucun doute. Dès lors on put établir une comparaison étroite entre les organites figurés du cytoplasme chez les Végétaux et chez les Animaux; dans les deux règnes, le protoplasme renferme les organites à fonction élaboratrice, les mitochondries. Les plastides végétaux ne sont que des mitochondries différenciées. A côté de ces plastides, on trouve d'ailleurs toujours des mitochondries indifférenciées, même dans les tissus les plus spécialisés, comme nous avons vu plus haut que les cellules glandulaires en pleine activité renferment régulièrement quelques chondriocontes. Ceux-ci servent sans doute, dans un cas comme dans l'autre, à perpétuer le chondriome.

Dès lors, les recherches sur l'évolution des plastides et les mitochondries des Végétaux se multiplièrent rapidement. Les Phanérogames continuèrent à être étudiées

surtout par Guilliermond, qui décrivit en 1912 dans le sac embryonnaire et dans les grains de pollen, un chondriome formé de grains, de petits bâtonnets, ainsi que de chondriocontes : la proportion respective de chacun de ces éléments varie avec le degré d'évolution de l'organe reproducteur.

Orman décrit des mitochondries dans le sac embryonnaire des Liliacées.

On doit à Máximov (1913) une étude vitale sur les poils des cotylédons de Courge. L'auteur y distingue très nettement le chondriome et la transformation d'une partie de ses éléments en chloroplastes. Il observe en outre des granules brillants animés de mouvements très rapides, n'appartenant pas aux mitochondries, et dont il ignore la signification.

En 1913, Guilliermond crut devoir admettre l'origine mitochondriale de l'anthocyane et des composés incolores plus ou moins analogues, jouissant, comme elle, d'une ou de plusieurs fonctions phénoliques. Si l'on observe sur le vivant les dents d'un jeune foliole de Rosier, on aperçoit dans les cellules les plus jeunes des formations allongées d'allures typiquement mitochondriales et imprégnées de pigment rouge. Ces formations se dilatent, formant ainsi des vacuoles allongées qui s'anastomosent et se fusionnent dans une grosse vacuole pleine d'anthocyane. Ces résultats seront d'ailleurs confirmés un peu plus tard par Moreau et Mirande. Des faits analogues furent encore observés par Guilliermond, à l'aide des méthodes mitochondriales, dans la genèse des composés phénoliques incolores de la feuille de Noyer.

La question sortait à cette même époque du domaine des Phanérogames.

Les travaux de Guilliermond ont mis en évidence pour la première fois la présence d'un chondriome dans les Champignons ; ce chondriome, bien caractérisé, est constitué surtout par des chondriocontes ; il présente les mêmes caractères que celui de la cellule animale et de celle des Phanérogames. Guilliermond l'observe dans les représentants les plus divers des Champignons (*Pustularia vesiculosa*, *Penicillium glaucum*, *Endomyces*, Levures, Mucoracées, Péronosporacées). L'existence du chondriome est constatée peu de temps après par Rudolph, dans un *Achlya*, par Janssens, van de Putte et Helschmortel dans le *Pustularia vesiculosa* et les Levures, par Beauverie dans *Psalliota campestris*, par Beauverie, puis Mme Moreau, dans les Urédinées, par F. Moreau dans les Mucoracées et les Ustilaginées par Beszenoff dans les Ascomycètes, enfin par Lewitsky dans les Péronosporacées.

En suivant l'évolution du chondriome dans l'asque de *Pustularia vesiculosa*, Guilliermond a constaté, dans les régions où s'élaborent les corpuscules métachromatiques, que les chondriocontes forment sur leur trajet des vésicules semblables à celles que l'on observe lors de la formation de l'amidon dans les racines des Phanérogames. Or les corpuscules métachromatiques, que l'on peut teindre par le bleu de crésyl, sur les coupes fixées au moyen des méthodes mitochondriales, montrent parfois, à ce stade, une paroi colorée comme les mitochondries, ils ressemblent ainsi aux vésicules des chondriocontes : Guilliermond est donc amené à penser que les corpuscules métachromatiques se forment dans les chondriocontes à l'état de vésicules qui émigrent ensuite dans les vacuoles, opinion confirmée un peu après par Beauverie

et par F. Moreau. Lewitzky constate de son côté que les « *gelbenkörper* » des Péronosporacées naissent par un procédé semblable.

Guilliermond n'a pu, par contre, déceler de mitochondries dans les Algues inférieures (Conjuguées, Desmidiacées). Il admet que le chromatophore différencié de ces Algues, auquel il reconnaît une structure fibrillaire, représente un chondriome condensé.

Rudolph (1912) émet l'hypothèse que les plastides seraient des organites indépendants des mitochondries avec lesquels ils n'auraient pas de rapports ; mais cet auteur n'apportant pas de faits positifs à l'appui de sa thèse, on ne retiendra de son travail que l'indication très sommaire qu'il donne de mitochondries évoluant à côté des chromatophores dans les Algues du genre *Vaucheria*. F. Moreau, puis Mangenot confirmeront ultérieurement ce fait.

Sapehin cherche à vérifier si l'opinion de Rudolph qui admet, ainsi que nous venons de le dire, que les mitochondries et les plastides sont deux systèmes d'organites indépendants, est exacte, ou si au contraire, la thèse soutenue par Lewitsky, Guilliermond, Forenbacher, concluant à l'origine mitochondriale des plastides, et par conséquent à l'assimilation des deux systèmes, doit prévaloir. Sapehin trouve que les cellules des Phanérogames, qui sont les objets d'études ordinairement employés, sont peu favorables à la solution de ce problème à cause de l'homogénéité apparente qu'y affectent les diverses organites du cytoplasme ; il s'adresse en conséquence à des groupes inférieurs de Végétaux : aux Ptéridophytes (*Lycopodium*, etc.) et aux Bryophytes (*Bryum*, *Polytrichum*, *Marchantia*, etc.). Nous examinerons plus

loin les résultats obtenus par Sapehin sur les Cryptogames vasculaires ; nous n'envisagerons ici que son étude sur les Mousses. L'auteur observe dans toutes les cellules de ces végétaux, y compris les cellules embryonnaires (spores, cellule apicale, anthéridies, archégones) plusieurs plastides bien différenciés (type polyplastique). A côté d'eux, il constate la présence de mitochondries en grains, courts bâtonnets ou filaments. Sapehin pense qu'il démontre ainsi très clairement l'individualité des plastides. Il aborde alors l'étude des Phanérogames, et y découvre bientôt de nouveaux faits en faveur de son hypothèse. Dans les cellules très jeunes d'*Elodea canadensis*, *Œnothera biennis*, *etc.*, il parvient à distinguer deux catégories d'éléments distincts par leur forme et par leur taille. Les uns, les plus petits, sont filamenteux et persistent sans changement pendant tout le cycle évolutif ; les autres, plus volumineux, sont arrondis, mais en voie de multiplication active et ils prennent, en se divisant, des formes d'haltères allongées qui peuvent les faire confondre avec les chondriocontes. Ces éléments grossissent peu à peu et donnent les plastides des cellules adultes. Sapehin ne se prononce pas sur la signification des mitochondries.

Scherrer, la même année, étudie le chondriome et les plastes des Hépatiques du genre *Anthoceros* Il conclut, lui aussi, à l'individualité des plastides. Elle est très nette chez les *Anthoceros*, plantes où la chlorophylle persiste pendant tout le développement : il existe ici un chloroplaste unique, en forme de croissant, que l'on retrouve avec tous ses caractères dans la cellule apicale du thalle, dans l'oosphère et dans les spores. Au cours de la spermatogenèse, ce plaste unique ou chromatophore,

disparaît et on ne le trouve plus dans l'anthérozoïde mûr. Il est transmis par la cellule femelle à la génération suivante. Scherrer admet que cette distinction entre les plastides et le chondriome s'applique à l'ensemble du règne végétal et l'hypothèse à laquelle il se rallie est celle de Sapehin. Cependant, il pense que les mitochondries ne sont pas des organites constants et il suppose qu'elles pourraient être simplement des produits de nutrition.

Ainsi donc, l'interprétation donnée par Lewitsky, Forenbacher, Guilliermond des images cytologiques des jeunes plastes se trouve contredite par Rudolph, Sapehin, Scherrer. Tandis que les premiers considèrent les plastides comme des mitochondries différenciées, ces derniers admettent que les plastes et les mitochondries sont des organites distincts, formant deux systèmes bien différents et à évolution parallèle qui ne se ressemblent que dans les cellules embryonnaires des Phanérogames. Mais tous ces savants admettent l'existence des mitochondries comme incontestable.

Cependant Löwschin (1913) soutient, comme précédemment Lundegard, que les mitochondries sont des artéfacts. Pour Löwschin, les éléments du chondriome ne sont que des figures myéliniques.

Guilliermond (1913-1920) répond irréfutablement à ces attaques contre la réalité des mitochondries en observant le chondriome sur la cellule encore vivante. L'épiderme de l'*Iris germanica* est très favorable à ce point de vue. Puis, dans une série de recherches extrêmement importantes, échelonnées de 1914 à 1919, Guilliermond multiplie ses observations vitales et en tire de nombreuses conclusions. Les cellules des feuilles et des fleurs

des Monocotylédones sont en général toutes très favorables à l'examen sur le vivant. Les mitochondries apparaissent avec une grande netteté, sur le fond homogène et hyalin du cytoplasme comme des bâtonnets et des grains moyennement réfringents. Ces images sont absolument superposables à celles que l'on observe, après coloration, sur les coupes d'objets fixés par les méthodes mitochondriales, ce qui prouve la fidélité de ces méthodes et la bonne conservation qu'elles donnent du chondriome. Guilliermond décrit en outre de petits granules se distinguant des mitochondries par leur réfringence beaucoup plus accusée et leurs mouvements rapides. Ces granulations brunissent par l'acide osmique et représentent probablement les granulations graisseuses déjà signalées par Maximov.

Les mitochondries sont des organites extrêmement fragiles, très sensibles aux moindres variations osmotiques : pour les examiner avec succès, les fragments d'épiderme doivent être placés dans une solution rigoureusement isotonique : les solutions hypotoniques transforment instantanément les éléments mitochondriaux en grosses vésicules à contenu liquide, comme l'ont déjà constaté dans la cellule animale Fauré-Frémiet et R. et H. Lewis. Profitant de ces exemples favorables, Guilliermond étudia méthodiquement l'action sur les éléments du cytoplasme des divers fixateurs employés en technique histologique. Il démontra ainsi que les liquides renfermant de l'alcool ou de l'acide acétique détruisent instantanément le chondriome. Au contraire le formol, les mélanges chromo-osmique, bichromate-formol, les vapeurs d'acide osmique le fixent exactement dans ses formes.

Les mitochondries de la cellule végétale se comportent

donc au point de vue de la fixation, exactement comme celles de la cellule animale. Guilliermond constate en outre que les mitochondries végétales, comme les mitochondries animales, ne se colorent vitalement qu'avec de grandes difficultés ; il n'a obtenu de coloration que très rarement, et seulement par le violet Dahlia.

Guilliermond put aussi observer sur le vivant, toujours dans ces diverses cellules des Monocotylédones, la formation de l'amidon et des pigments par les mitochondries. Ce savant a suivi toutes les phases de l'élaboration, par des chondriocontes, à côté desquels persistent des mitochondries inactives, des pigments carotiniens (fruits d'*Arum*, d'*Asparagus*) et xanthophylliens (fleurs de Tulipe...) ; la substance colorante se dépose sur la mitochondrie, plus ou moins transformée, presque toujours après une production d'amidon transitoire.

F. Moreau (1916) a de même observé sur le vivant la formation des pigments rouges de l'arille de *Taxus baccata* et du fruit de *Lycium barbarum*. Ces études ne laissent plus aucun doute sur la réalité du chondriome.

Dop (1914) voit apparaître à un certain stade, dans les suçoirs micropylaires de *Veronica*, des mitochondries ; celles-ci donneraient naissance, en se transformant, aux tractus cellulosiques qui cloisonnent ces suçoirs.

Wóycicki, (1911, 1912 1916, 1917), observe le chondriome des grains de pollen des Malvacées ; il ne constate pas la formation de l'amidon aux dépens de mitochondries, et il admet que ces corps naissent directement dans le cytoplasme.

Les mitochondries, aux premiers stades du développement du pollen, seraient invisibles (*forme amicronique*).

Elles apparaissent ensuite par suite de l'afflux des matières nutritives.

En 1915, Wagner observe au contraire dans le développement des grains de pollen de *Veratrum album*, la formation de grains d'amidon aux dépens d'amyloplastes résultant de la différenciation de mitochondries.

En 1916 Arthur Meyer reprit cependant ses critiques sur l'existence des mitochondries. Pour cet auteur, les formations filamenteuses décrites dans le cytoplasme des cellules embryonnaires sont surtout des formes jeunes de plastides et des vacuoles. En dehors de ces jeunes plastes et des vacuoles, tout ce que l'on a décrit sous le nom de mitochondries ne représente que des substances de réserve que l'auteur appelle *allinantes* parce qu'elles seraient constituées de ferro-nucléines appartenant au groupe des *allines*. Cette nouvelle théorie a été combattue avec succès par Meves puis par Guilliermond.

Meves (1917) publie un important travail sur le chondriome de la cellule végétale. Il observe, dans les cellules du méristème des racines aériennes de *Chlorophytum Sternbergianum*, un chondriome surtout filamenteux, très semblable à celui de la cellule animale ; il montre que la plus grande partie des éléments de ce chondriome, forme, dans les cellules périphériques (écorce), des chloroplastes, et, dans les cellules profondes (plérome), des grains d'amidon, selon le processus décrit par Guilliermond. Dans le bourgeon de *Tradescantia albiflora* il observe un chondriome analogue, mais dont *tous* les éléments se transforment en chloroplastes au cours de la différenciation des tissus ; ici, les cellules adultes des feuilles ne renferment que des plastides chlorophylliens et il n'y subsiste plus de mitochondries indif-

férenciées ; pour Meves, les éléments qui, dans ce cas et dans les cas semblables, ont été décrits comme mitochondries dans les cellules adultes (Zimmermann[1], Guilliermond), sont en réalité tout autre chose : ce sont sans doute les petits éléments granuleux, beaucoup moins chromophiles que les mitochondries et leurs dérivés, que l'auteur a mis en évidence, et qu'il considère comme des « grains de métaplasme ». — Dans d'autres éléments cellulaires (poils de la racine d'*Hydrocharis morsus-Ranæ*, par exemple) Meves a décelé un chondriome très semblable à celui de la cellule animale.

La même année, dans un autre travail, le savant allemand, se basant sur les observations précédentes, proteste contre l'opinion d'A. Meyer et s'attache à démontrer que le chondriome de la cellule végétale présente, dans tous les cas, les mêmes caractères que celui de la cellule animale ; il s'exprime, à nouveau, et d'une façon formelle, en faveur de l'origine mitochondriale des plastides.

La même année, Cowdry (1917), dans un important travail, fit une étude comparée des mitochondries animales et des mitochondries végétales. Par des rapprochement extrêmements précis entre les caractères physiques, chimiques, physiologiques et morphologiques de ces formations dans les deux règnes, il démontra l'identité du chondriome des animaux et de celui des végètaux. En effet, tous ses caractères : disparition des mitochondries vers 45 à 50°, réactions vis-à-vis des fixateurs et des colorants vitaux, rôle élaborateur, formes allongées ou granuleuses, sont les mêmes, que l'on étudie la cellule ani-

1. Zimmermann avait décrit (1890), dans les cellules adultes de *Tradescantia*, des granules, qu'il considère comme représentant probablement les « granula » d'Altmann.

male ou la cellule végétale. L'auteur observe en même temps la formation des amyloplastides aux dépens des mitochondries.

Il décrit un peu plus tard (1918) un chondriome typique chez les Myxomycètes.

Alvarado, de l'Ecole de Ramon y Cajal, a réussi l'imprégnation des mitochondries par une méthode spéciale (au tannin argentique). Il décrit la formation des chloroplastes aux dépens des mitochondries selon, le schéma classique.

En 1918, parurent deux notes de Mirande sur la cytologie des Characées ; elles nous firent connaître l'existence, chez ces Algues, d'un chondriome typique, lequel donne naissance, dans les méristèmes, aux chloroplastes. Pendant la maturation de l'oogone, les mitochondries élaborent de la graisse et de gros grains d'amidon.

Löwschin avait repris en 1914 l'étude de la formation de l'anthocyane dans les folioles de Rosier. Il confirme les faits observés par Guilliermond, mais émet l'idée que les figures mitochondriales correspondraient simplement à une forme spéciale qui prendrait l'anthocyane au moment de sa naissance ; elles ne seraient pas des mitochondries. Pensa (1917), dans un important travail, reprend cette idée et pense que les formes mitochondriales observées par Guilliermond dans les folioles de Rosier, et dont il donne de nouveaux exemples, ne sont peut-être pas des mitochondries ; elles ne se conservent et ne se colorent en effet ordinairement pas par les techniques mitochondriales et n'ont que la forme des mitochondries. Elles peuvent donc simplement représenter divers aspects de l'anthocyane dans le cytoplasme au moment de sa

naissance, sous la dépendance des conditions physiques de la cellule.

En 1918, Meves fait connaître la transformation des mitochondries (chondriocontes) en sphérules albuminoïdes au cours de la différenciation des tubes criblés, chez *Chlorophytum Sternbergianum*. Ces globules protéiques des éléments conducteurs libériens, surtout fréquents chez les Monocotylédones, avaient déjà été observés précédemment par divers botanistes qui en ignoraient d'ailleurs l'origine.

Presque en même temps, Meves donne une étude sur la structure des anthérozoïdes de *Fucus* et de *Chara*. Dans les anthérozoïdes de *Fucus*, dont le corps lui paraît en grande partie constitué de substance nucléaire, il décrit un « nebenkern » d'origine mitochondriale ; dans les anthérozoïdes de *Chara*, il observe, à la partie moyenne du noyau spiralé, une striation transversale, produite par des arceaux de nature mitochondriale.

La même année, Mottier publia ses recherches sur les mitochondries des divers végétaux vasculaires. Nous reviendrons plus en détail sur cette étude. Disons seulement ici que l'auteur conclut à l'individualité des plastides qu'il sépare complètement du chondriome. Sa théorie se rapproche donc de celle de Rudolph, Sapehin et Scherrer. Mais Mottier insiste sur ce fait que les amyloplastes conservent très souvent la forme de chondriocontes typiques dans les cellules adultes et que cette forme ne saurait être attribuée à des stades de division des plastides, comme le font Sapehin et Scherrer. Mottier admet donc que, dans la cellule des Phanérogames, il existe deux catégories d'organites capables de se diviser et jouant, l'un et l'autre, un rôle dans l'hérédité : ces deux

catégories d'organites évoluent séparément L'une correspond aux plastides ; ses éléments prennent, au cours du développement, des formes beaucoup plus grosses que ceux de l'autre catégorie, auxquels Mottier réserve le nom de mitochondries et qu'il s'assimile seul aux mitochondries animales. Dans les cellules jeunes, les plastides ont exactement les mêmes formes que les mitochondries et ne s'en distinguent que par des dimensions un peu plus élevées. L'auteur les désigne sous le nom de *primordia des plastides*. Au contraire dans les Muscinées, les primordia des plastides se distinguent toujours beaucoup plus nettement des mitochondries.

On voit que Mottier soutient, en somme, une théorie exactement contraire à celle de Meves. Les formations que l'histologiste allemand décrit comme mitochondries sont considérées par le cytologiste américain comme « primordia des plastides », c'est-à-dire comme des organites spéciaux à la cellule végétale, absolument distinctes des mitochondries. Les corps que Mottier admet comme représentant le chondriome, Meves au contraire, les prend pour des « grains de métaplasme », très différents des mitochondries.

La thèse de l'individualité des plastides opposée à celle de leur origine mitochondriale reçoit donc ici de Mottier sa forme définitive.

Guilliermond la combattit aussitôt (1918-19). Il fait ressortir que cette théorie cadre bien mal avec les résultats obtenus en cytologie animale. Il rappelle comment Cowdry a pu assimiler, sans réserve, les mitochondries des animaux avec celles des végétaux, montrant que tous les éléments filamenteux et granuleux des méristèmes ont un ensemble de réactions qui sont les mêmes que celles

des éléments de mêmes formes d'une cellule animale. Impossible donc d'établir, comme le fait Mottier, les différences dans ce tout homogène qu'est le chondriome d'une cellule embryonnaire.

Quant au cas, évidemment indiscutable, de l'évolution autonome des plastes chez les Muscinées (*Anthoceros*), Guilliermond l'explique en admettant que la permanence du pigment chlorophyllien a déterminé, chez ces végétaux, la persistance, à l'état différencié, de certaines mitochondries.

Tout récemment, Mangenot (1920) a étudié l'évolution des plastides dans des groupes divers d'Algues supérieures. Il ressort, de ses recherches sur les Floridées, que les processus sont les mêmes ici que chez les Végétaux supérieurs : dans les cellules reproductrices femelles, on observe un chondriome d'aspect homogène, dont les éléments se différencient en rhodoplastes dans les carpospores. Chez les Fucacées, où le pigment chlorophyllien persiste à tous les stades de l'évolution, il y a une distinction très nette et permanente entre les phæoplastes de forme allongée en fuseau et de dimensions variables, assez petits dans les organes reproducteurs, et les mitochondries qui sont du type granuleux. Chez les Siphonées (*Vaucheria*), les chloroplastes sont hautement différenciés dans tout le thalle ; ils sont accompagnés de mitochondries granuleuses et en courts bâtonnets. Récemment Guilliermond a pu observer, sur le vivant, les mitochondries chez les Spirogyres. Ces Algues rentrent donc dans le cas général. Ces résultats et ceux obtenus par Mangenot confirment que, chez les Végétaux inférieurs où la chlorophylle persiste à tous les stades du développement, les plastes diffé-

renciés en vue de la fonction assimilatrice persistent eux aussi.

De son côté, Emberger (1920) constate que dans les Cryptogames vasculaires, les plastides conservent leur individualité au cours du développement et coexistent avec des mitochondries ne jouant aucun rôle dans la photosyntèse.

Guilliermond vient de reprendre très attentivement l'étude des cellules embryonnaires chez les Phanérogames. Il ne peut établir aucune distinction morphologique entre les diverses mitochondries. Il fait pourtant une importante observation : il remarque, en examinant de très près l'évolution des plastides dans les racines, que ceux-ci, après avoir élaboré de l'amidon, ne sont pas épuisés, ils sont au contraire capables de se régénérer et de reprendre la forme mitochondriale. Ce fait, joint à ceux mis en évidence par Sapehin, Scherrer, Mangenot et disons-le tout de suite, par nous, comme nous espérons le montrer dans ce travail, modifia quelque peu les idées de Guilliermond. Cet auteur formule une théorie nouvelle pour expliquer l'ensemble des faits résultant de l'étude du chondriome dans la cellule végétale. Il fait remarquer que la théorie de Mottier repose sur une connaissance imparfaite de la cellule animale. En effet, Mottier ne dit pas pourquoi il réserve le terme de mitochondries aux éléments qui ne jouent pas de rôle dans la formation des plastides, plutôt qu'aux plastides eux-mêmes, car, dans la plupart de ses figures, les plastides ressemblent beaucoup plus aux mitochondries de la cellule animale, que celles auxquelles il réserve ce nom. Il n'y a pas de critérium qui permette de séparer les plastides des mitochondries ; il est d'ailleurs difficile de considérer les mitochon-

dries animales, auxquelles on attribue un rôle élaborateur et qui, d'après beaucoup d'auteurs, servent de substratum aux pigments, comme essentiellement différentes des plastides des végétaux chlorophylliens. Aussi Guilliermond admet qu'il existe, dans ces Végétaux, deux variétés distinctes de mitochondries, conservant leur individualité au cours du développement. Ces deux variétés ont les mêmes caractères physiques, et se comportent identiquement vis-à-vis des réactifs chimiques, c'est-à-dire vis-à-vis des liquides fixateurs. D'ailleurs les plastides, exception faite pour les chloroplastides, conservent les formes caractéristiques des mitochondries, même dans les cellules adultes. Ainsi envisagés, ils ne sont donc pas le résultat de la différenciation de mitochondries quelconques ; ce sont en réalité des mitochondries, souvent à peine modifiées, d'une variété spéciale. Guilliermond est ainsi amené à penser que les cellules des végétaux chlorophylliens se distinguent de toutes les autres cellules par l'existence de deux variétés de mitochondries dont l'une est affectée à l'assimilation chlorophyllienne. Cette dualité des mitochondries est la condition même de la photosynthèse qui sépare les végétaux verts des autres êtres vivants.

Cette conception a été beaucoup précisée récemment par son auteur, qui a comparé le chondriome d'un champignon (*Saprolegnia*), homologue de celui de la cellule animale, à celui des cellules épidermiques des pétales de Tulipe. Dans *Saprolegnia*, le chondriome, visible sur le vivant, présente les mêmes caractères que dans les cellules de Tulipe, et se montre formé de filaments et de bâtonnets. Dans la Tulipe, il est constitué par des chondriocontes tout à fait semblables à ceux des *Saprolegnia*

et par des mitochondries granuleuses et en courts bâtonnets. Mais ici, les chondriocontes représentent les plastides, ce sont eux qui, dans les variétés jaunes, élaborent le pigment xanthophyllien. Les mitochondries de *Saprolegnia* et les deux variétés mitochondriales de Tulipe, présentent les mêmes caractères physiques et histo-chimiques.

Kozlowski (1919) étudie la formation des plastides chez divers Végétaux (racines d'*Iris*; *Vallisneria*, *Mnium*, *Nitella*, etc.) : il conclut que les plastides ne naissent que par néoformation aux dépens de gouttelettes isolées (de chlorophylle, de carotine, etc.), ressemblant à des mitochondries, qui confluent ensemble pour former des « conglomérats » ou plastides.

Il ne nous reste plus maintenant qu'à examiner la théorie récemment exposée par Dangeard. C'est une théorie basée sur des observations presque exclusivement vitales. Elle est assez spéciale et ne ressemble à aucune de celles que nous avons examinées jusqu'ici, sauf, peut-être dans une certaine mesure, à celle d'Arthur Meyer. Comme ce botaniste, Dangeard n'admet, en fait d'organites permanents et fondamentaux du cytoplasme, que les plastides. Pour lui, comme pour Meyer, les mitochondries n'existent pas en tant qu'organites spéciaux; mais, tandis que Meyer considère les mitochondries comme des produits de réserve, Dangeard professe que le chondriome des auteurs représente plusieurs systèmes qui n'ont entre eux aucun caractère commun.

Il y a d'abord les formations granuleuses, les mitochondries granuleuses : ce seraient des grains très particuliers, constants, que l'auteur appelle *microsomes*. Ces *microsomes* sont de fort petits globules, très visibles sur

le vivant, grâce à leur réfringence, doués de mouvements rapides, et brunissant par l'acide osmique. Ils sont probablement de nature graisseuse. Leur ensemble constitue ce que Dangeard appelle le *sphérome* de la cellule. Les formations filamenteuses seraient plus complexes : les unes sont évidemment les formes juvéniles des plastides, inconnues jusqu'ici. D'autres ne seraient que les fibrilles du protoplasme fondamental. Mais ce que presque tous les cytologistes ont décrit comme chondriocontes serait simplement de très jeunes vacuoles.

Il convient d'expliquer cette dernière affirmation. Dangeard, en colorant vitalement (bleu de crésyl) des filaments de Champignons, fut amené à formuler sur la genèse des corpucules métachromatiques, des conclusions différentes de celles de Guilliermond. Il remarque en effet que les corpuscules métachromatiques, ne s'aperçoivent sur le vivant qu'assez rarement et que leur nombre est toujours en quantité très inférieure à celui que l'on observe en coloration vitale, de même que sur les préparations fixées et colorées.

Il s'ensuit donc que les corpuscules métachromatiques sont en grande partie des produits artificiels, provenant de la condensation sous l'influence des fixateurs ou des colorants vitaux, d'une substance se trouvant normalement à l'état de solution colloïdale dans les vacuoles. Ce résultat ne permet donc pas, selon Dangeard, d'attribuer une origine mitochondriale aux corpuscules métachromatiques. Effectivement, Dangeard remarque que, dans les éléments mycéliens très jeunes, les vacuoles sont très petites, de formes globuleuses ou allongées, et renferment toujours de la métachromatine. Il conclut que ce sont ces très jeunes vacuoles dont le faible con-

tenu est précipité dans sa forme par les agents fixateurs, puis coloré par diverses teintures, qui ont été décrites comme mitochondries granuleuses ou chondriocontes des Champignons.

Dangeard aborda aussitôt l'étude des Phanérogames. Il réussit à colorer par le bleu de crésyl, dans un certain nombre de fleurs (*Geranium*), et dans d'autres objets (feuilles et racines) des formations filamenteuses ayant absolument l'allure des chondriocontes. Ce sont des images analogues qu'a observées Guilliermond dans les jeunes folioles de Rosier. L'auteur considère ces filaments comme de très jeunes vacuoles, car, dans les cellules plus âgées, ils s'anastomosent et se fusionnent très rapidement en une grosse vacuole typique. Le liquide qui remplit ce système vacuolaire ne serait autre chose que de la métachromatine, précipitable par les agents fixateurs, sous forme de grains ou de filaments. Ainsi s'expliquent, pour Dangeard, les conclusions fautives des savants qui décrivirent le chondriome dans la cellule végétale. L'auteur admet encore que ces éléments de nature vacuolaire représentent les mitochondries de la cellule animale, les plastides étant des organites particuliers aux Végétaux.

Dangeard sépare donc les plastides, organites spéciaux des Végétaux chlorophylliens, des formes initiales des vacuoles, remplies de métachromatine ; et il considère celles-ci comme correspondant au chondriome des Champignons et des Animaux, ainsi que les *microsomes*, et aussi, dans certains cas, des fibrilles protoplasmiques. Il groupe les plastides sous le nom de *plastidome*, et donne à l'ensemble des vacuoles, le nom de *vacuome* ou *système vacuolaire*. Il désigne sous le nom de *métachromes*,

les jeunes vacuoles, et réserve le nom de *mitoplastes*, aux jeunes formes filamenteuses des plastides.

Dangeard tire de ces observations une hypothèse générale sur le rôle des vacuoles : celles-ci renfermeraient toujours de la métachromatine, substance qui aurait à la fois le rôle d'*osmotine* et d'*électivine*, et l'anthocyane se fixerait sur cette métachromatine comme le font les colorants vitaux. On voit donc que Dangeard substitue à la théorie du chondriome, agent de la fonction éclectique des cellules (théorie de Regaud) la théorie du vacuome, agent de cette même fixation.

Mascré, 1919, dans l'étude des cellules nourricières du grain de pollen de diverses plantes, semble adopter en partie les vues de Dangeard.

La thèse de Dangeard est vivement combattue par Guilliermond. Ce savant a montré tout d'abord, que les *microsomes* n'ont jamais été confondus avec les mitochondries et se distinguent, sur le vivant, par leur vive réfringence et leurs mouvements plus rapides. Ils ne se colorent pas par les méthodes mitochondriales. En reprenant les études de Dangeard sur les Champignons, le même auteur a constaté que le chondriome est nettement distinct du système vacuolaire et de la métachromatine, contenue dans les vacuoles. Ce sont les fixateurs qui détruisent les mitochondries qui conservent le mieux la métachromatine, et d'autre part, la métachromatine ne se colore pas par les méthodes mitochondriales, lesquelles laissent le système vacuolaire absolument incolore. En reprenant l'étude vitale du système vacuolaire, Guilliermond a constaté que, dans certains Champignons, les jeunes vacuoles présentent des formes de filaments, ou de réseaux, qui rappellent vaguement les mitochon-

dries, mais qui se distinguent de celles-ci parce qu'elles se colorent sans difficultés, sur le vivant, tandis que les mitochondries ne se colorent que très difficilement dans ces conditions et par des teintures très spéciales, ce qui avait déjà été constaté pour la cellule animale. Guilliermond a cependant vérifié certains résultats de Dangeard, en ce sens qu'il reconnaît que la métachromatine est à l'état de solution colloïdale dans les vacuoles, mais il a pu réaliser, pour certains Champignons, une double coloration vitale, du système vacuolaire et du chondriome en employant à la fois le rouge neutre et le violet Dahlia. Cette méthode lui a permis de constater que le chondriome et le système vacuolaire sont absolument indépendants l'un de l'autre, et l'a conduit à abandonner ses conceptions antérieures sur l'origine des corpuscules métachromatiques, conceptions qui reposaient sur l'interprétation exclusive de préparations fixées par les méthodes mitochondriales.

Dans les Phanérogames, Guilliermond a constaté que les vacuoles présentent, dans les cellules jeunes, des formes qui rappellent absolument des mitochondries et qui renferment, en solution très concentrée, une substance douée d'un pouvoir électif pour les colorants vitaux. Ces vacuoles ont la forme de filaments semblables à des chondriocontes, lesquels peuvent s'anastomoser en réseaux, puis se gonfler et se dissocier en petites vacuoles, qui grossissent peu à peu, en même temps que leur contenu se colore de plus en plus faiblement. Cette substance ne possède aucun caractère qui permette de la rapprocher de la métachromatine des Champignons, mais l'auteur n'a pu toujours préciser sa nature. Dans beaucoup de cas cependant, il s'agit d'un

composé phénolique, susceptible parfois de se transformer en anthocyane. Dans d'autres cas, les vacuoles contiennent, dès le début, des pigments anthocyaniques ; ces jeunes vacuoles sont généralement mal conservées par les méthodes mitochondriales et leur contenu ne se colore qu'exceptionnellement. Quand il se colore, il apparaît, au milieu de la vacuole, sous forme d'un filament, résultant de la contraction du contenu par la fixation ; cette position intra-vacuolaire permet de le distinguer des mitochondries. Étant donné que ces formations se colorent vitalement, mais non par les méthodes mitochondriales, Guilliermond les sépare des mitochondries et pense que leurs formes pseudo-mitochondriales sont dues à des conditions physiques, lesquelles agiraient également sur la forme des mitochondries. Il renonce donc à sa première opinion sur l'origine mitochondriale de l'anthocyane et admet que le mode de formation de l'anthocyane, n'est qu'un cas particulier de ce processus général de l'évolution des vacuoles, que Dangeard, a eu le mérite de faire connaître pour la première fois. Il rapproche ces formes pseudo-mitochondriales des formations énigmatiques connues dans la cellule animale sous le nom d'appareil réticulaire de Golgi et surtout des canalicules de Holmgren [1].

Quant aux plastides et à l'autre variété de mitochondries qui coexiste toujours avec eux dans les Végétaux chlorophylliens, ils correspondent au chondriome de la cellule animale. Alvarado, en 1918, se rattache à l'opinion de Guilliermond et montre que le système vacuolaire de

1. Il est bon de rappeler que l'appareil réticulaire de Golgi présente quelques relations de formes avec les mitochondries et a été rattaché au chondriome par Meves. Mais il a été reconnu depuis qu'il en était distinct.

Dangeard ne se colore pas par les méthodes mitochondriales.

En résumé, on voit qu'il y a quatre théories en présence.

1° *La théorie de Pensa, Lewitzky, Forenbacher, Meves, Wagner, Mirande, Cowdry, Alvarado, soutenue par Guilliermond dans ses premières recherches.* — Cette théorie consiste à admettre que les plastides sont des mitochondries spécialisées provenant des mitochondries indifférenciées des cellules embryonnaires.

2° *La théorie de Rudolph, Sapehin, Scherrer et Mottier.* — Ces auteurs admettent que les mitochondries et les plastides sont des organites différents évoluant parallèlement et conservant leur individualité au cours du développement, mais difficiles à séparer dans les stades jeunes, parce qu'ils ont des formes semblables.

3° *La théorie de Dangeard.* — Elle considère également les plastides comme des organites spéciaux aux Végétaux chlorophylliens, mais elle admet en outre que l'on a confondu sous le nom de chondriome, dans la cellule végétale, plusieurs systèmes d'organites, de nature et d'origine différentes, qui se colorent de la même manière par la méthode de Regaud : les plastides, les jeunes vacuoles remplies de métachromatine, les microsomes, et même les fibrilles du cytoplasme. Ce seraient les microsomes, les fibrilles du cytoplasme, et surtout les jeunes formes du système vacuolaire, qui correspondraient au chondriome de la cellule animale.

4° *La théorie actuelle de Guilliermond.* — Elle admet que les plastides sont des mitochondries, mais qu'il existe dans la cellule des Végétaux verts, un chondriome cons-

	THÉORIE DE PENSA, LEWITSKY, FORENBACHER, MAXIMOW, WAGNER, MEVES, ALVARADO soutenue par Guilliermond (1911-19).	THÉORIE DR RUDOLPH SAPEHIN, SCHERRER ET MOTTIER
Chondriome des Animaux = *et des Champignons.*	Chondriome semblable dont une partie des éléments se différencient pendant la différenciation cellulaire en 1° *Plastides* (mitochondries spécialisées dans la photosynthèse). 2° Mitochondries de rôle inconnu — d'après les derniers travaux de Meves, beaucoup de ces prétendues mitochondries ne seraient que des grains de nature métaplasmatique.	Représenté seulement par des mitochondries de rôle inconnu.
		Plastides = formations spéciales aux Végétaux chlorophylliens et n'appartenant pas au chondriome.

THÉORIE DE DANGEARD	THÉORIE DE GUILLIERMOND
Formations microgènes se décomposant en : 1° *Vacuome ou appareil vacuolaire* (rempli de métachromatine). 2° *Sphérome*, ou ensemble des microsomes (granules graisseux ou lipoïdes). 3° *Fibrilles cytoplasmiques.*	Le chondriome est représenté par 2 variétés distinctes de mitochondries offrant les mêmes caractères histochimiques et ne différant que par leur fonction. 1° *Plastides* (mitochondries affectées à la photosynthèse). 2° *Variété de mitochondries* de rôle non connu (non observées par Dangeard et confondues par cet auteur avec les microsomes).
Plastidome ou ensemble des plastides = formations spéciales aux Végétaux chlorophylliens et n'appartenant pas au chondriome.	
	Appareil vacuolaire (rempli de substances les plus diverses) et offrant souvent dans ses stades initiaux des formes pseudo-mitochondriales (correspondant probablement aux canalicules de Holmgren et peut-être aussi en partie à l'appareil de Golgi, de la cellule animale), = vacuome de Dangeard. *Granules graisseux ou lipoïdes* = sphérome de Dangeard. Formations non colorables électivement par les techniques mitochondriales, n'offrant pas les caractères microchimiques des mitochondries et ne correspondant pas au chondriome de la cellule animale.

titué par deux variétés de mitochondries de mêmes formes, se distinguant seulement par leurs fonctions physiologiques, évoluant séparément et conservant leur individualité au cours du développement : l'une correspond aux plastides, l'autre a une signification encore inconnue. Le système vacuolaire présente bien, d'après l'auteur, dans les stades jeunes, des formes pseudo-mitochondriales ; mais ce ne sont pas en réalité des mitochondries, parce qu'elles n'en ont pas les caractères microchimiques, et ne se colorent ordinairement pas par les méthodes mitochondriales. Quant aux microsomes, ce sont des globules graisseux, ne se colorant pas par les méthodes mitochondriales, et n'ayant jamais été confondus avec les mitochondries.

Le tableau précédent (pages 40-41) concrétise ces quatre théories.

Nous nous prononcerons à la suite de nos recherches, en faveur de celle de ces quatre théories qui nous paraîtra le mieux s'accorder avec les faits[1].

1. Récemment, un certain nombre d'auteurs, en particulier, Galippe, Eriksson, et surtout Portier, sont, au cours de leurs études, arrivés à conclure que les mitochondries étaient des bactéries symbiotes. Selon Portier, ce seraient des bactéries semblables aux symbiotes des Légumineuses, qui seraient présents dans toutes cellules et joueraient un rôle indispensable dans l'assimilation. Les arguments sur lesquels reposent cette théorie : analogies dans les formes, la colorabilité, et aussi les possibilités de culture sont tout à fait insuffisants, ces analogies n'étant, d'une part, pas caractéristiques, et d'autre part incompatibles avec les propriétés physico-chimiques des mitochondries ; or celles-ci, seules, pourraient justifier un rapprochement. Cette théorie a été combattue par Regaud, Guilliermond, A. Lumière et Laguesse ; elle est déjà abandonnée.

Une autre théorie, bien antérieure à celle de Portier, avait été admise par divers auteurs (Goldsmith). Cette théorie admettait que les mitochondries étaient des corpuscules chromatiques (chromidies) émanés du noyau. Von Derschau, 1913, s'est rattaché à cette théorie et admet que les plastides se différencient à partir des chromidies. Cette théorie est complètement abandonnée aujourd'hui.

II. — HISTORIQUE DE LA QUESTION DU CHONDRIOME ET DE L'ORIGINE DES PLASTIDES CHEZ LES PTERIDOPHYTES

Nous avons vu, qu'à la suite de ses travaux, Schimper avait cru pouvoir admettre la persistance des plastes pendant tout le cycle évolutif de la plante, mais qu'il n'était pas parvenu à observer d'une manière précise la destinée de ces organites dans les méristèmes, et que, par conséquent, son opinion restait hypothétique. Schimper admet naturellement la même théorie pour les Cryptogames vasculaires. Cependant, cet auteur dit n'avoir rencontré que rarement des chloroplastes dans les points végétatifs. Parmi les rares exemples parlant en faveur de sa théorie, il cite la cellule apicale de la racine d'*Azolla caroliniana*, où les chloroplastes seraient petits, mais nettement visibles. D'après Schimper, l'évolution des plastides chez les Ptéridophytes, serait identique, quant aux points principaux, à celle décrite chez beaucoup de Phanérogames. L'auteur a observé, chez les Cryptogames, des chloroplastes, des leucoplastes et des chromoplastes ; ces derniers n'existeraient, d'après Schimper, que dans la tige fertile d'*Équisétum arvense;* ils donnent à cet organe la couleur rouge. A l'exception des plastides d'*Azolla*, Schimper n'a trouvé dans les cellules apicales que des leucoplastes. Les spores contiendraient quelquefois de la chlorophylle, sous forme de grains ou de masse diffuse (*Equisetum*, *Osmunda*, Hyménophyllacées) ; mais le plus souvent, on n'y trouve que de très petits leucoplastes, de même dans les cellules mères d'anthérozoïdes, et les oosphères que Schimper a eu l'occasion d'étudier.

Après les travaux de Schimper, les cytologistes ne

s'occupèrent plus de la question des plastides chez les Cryptogames vaculaires. Ce n'est qu'en 1912 que Pensa reprit accessoirement le sujet pour généraliser sa théorie de la formation des chloroplastes chez les Végétaux. Pensa s'est borné à l'étude de la jeune feuille de deux espèces de Fougères (*Aspidium filix-mas* et *Scolopendrium*) traitées par la méthode à l'argent réduit. Cet auteur a constaté, dans les cellules de l'épiderme et dans le parenchyme foliaire, des chloroplastes bien constitués, de forme arrondie ou lenticulaire et élaborant des grains d'amidon composés. Les plastes qui se trouvent près des faisceaux vasculaires sont beaucoup plus petits. Dans ces faisceaux, Pensa décrit des éléments très allongés et flexueux, groupés en fuseaux, tout à fait semblables aux mitochondries de la cellule animale. Au fur et à mesure que, dans l'observation des coupes, l'on se déplace du centre à la périphérie, on peut constater que ces filaments deviennent vésiculeux sur leur trajet. Ces vésicules se détachent enfin et évoluent séparément en chloroplastes. Dans les faisceaux de la tige de *Scolopendrium*, Pensa met aussi en évidence de longs chondriocontes flexueux.

En appliquant à ces objets d'étude les méthodes de Meves et de Regaud, Pensa obtint des résultats semblables, sinon même plus nets. Ces méthodes ont encore révélé à l'auteur la présence dans certaines cellules, à côté des chloroplastes, d'organites très nets, très fins, qu'il considère comme des chondriosomes indifférenciés. Par la méthode à l'argent réduit, ces derniers n'apparaîtraient que très rarement.

Il y aurait donc, d'après Pensa, dans le cytoplasme des Fougères, des organites assimilables aux mitochondries de la cellule animale. Une partie de ces éléments seraient

prédestinés à évoluer en chloroplastes ; l'autre remplirait des fonctions encore inconnues.

Sapehin a fait en 1913 une étude dont les résultats ont été exposés plus haut. Les recherches de ce botaniste, qui portèrent surtout sur les Muscinées et sur quelques Phanérogames, se rapportent également à diverses Lycopodiacées. Mais Sapehin n'a observé que certains stades du développement. Il a notamment examiné les spores de *Lycopodium inundatum* et de *Selaginella emmelliana* dans lesquelles, il a trouvé confirmation des résultats acquis par l'étude des Mousses. Dans les cellules jeunes des Lycopodiacées, il observe (*Selaginella* et *Isoetes*) un seul plastide (type monoplastique) en dehors de nombreuses mitochondries. Sapehin en conclut que les plastides sont des organites absolument distincts des mitochondries, sans aucune relation avec elles et par conséquent de nature différente. Ses recherches ont voulu démontrer que les formations appelées centrosomes et blépharoplastes chez les Characées, les Bryophytes et les Ptéridophytes, ne sont autre chose que des plastides. Mais pour les Ptéridophytes il n'en a cependant pas la certitude.

Le chondriome et l'origine des plastides chez les Fougères ont encore été l'objet d'une très courte étude de Mottier. Cet auteur distingue dans la cellule apicale des racines d'*Adiantum pedatum*, deux catégories d'éléments primordiaux manifestement distincts, des grains et des bâtonnets qui se colorent intensivement et uniformément, et des corpuscules plus gros qui ont surtout une forme lenticulaire. Les premiers correspondraient aux mitochondries et les autres aux « primordia » des leucoplastes. Dans le méristème, Mottier a vu les leucoplastes, très chromo-

philes, augmenter de volume au fur et à mesure de leur différenciation. Ces organites possèderaient le plus souvent une inclusion hyaline. Quant aux mitochondries, elles seraient sous forme de grains, ou de bâtonnets. Dans le cylindre central, les plastides s'allongeraient considérablement en perdant leur amidon ; ils prennent l'aspect de longs chondriocontes, très semblables à ceux que l'on rencontre dans la cellule animale. A côté d'eux, existent toujours en grand nombre des mitochondries granuleuses ou en courts bâtonnets. Dans ces cellules, les plastides filamenteux seraient moins chromophiles que les mitochondries granuleuses ou en courts bâtonnets. Mottier signale dans tout le tissu des racines des Fougères, la présence de vacuoles remplies d'une substance sur la nature de laquelle il ne peut se prononcer. Mottier s'appuie sur la présence dans la cellule apicale de petits leucoplastes de formes différentes des mitochondries pour soutenir sa théorie de l'individualité des plastides (Cf. plus haut).

Mirande (1918) a étudié la formation de l'anthocyane dans le genre *Azolla*. Il décrit à l'origine des vacuoles pigmentaires des formes mitochondriales qui ressemblent beaucoup à celles des folioles de Rosier étudiées par Guilliermond, et qui évoluent comme elles. Il conclut donc à l'origine mitochondriale de l'anthocyane.

Les Cryptogames vasculaires, au point de vue cytologique, ont encore été l'objet d'études de la part de Dangeard. Cet auteur a observé dans le point végétatif des tiges de *Selaginella Kraussiana*, en appliquant les méthodes à l'hématoxyline ferrique, que chaque cellule renferme un filament chromophile coiffant le noyau. Ce filament représente, d'après l'auteur, un plaste unique,

appelé par lui mitoplaste, et qui se divise en deux moitiés avant chaque cloisement cellulaire. On retrouve ces deux mitoplastes, dans les cellules des mamelons foliaires, dans les jeunes feuilles, et dans l'écorce de la tige. Ils perdent de leur chromaticité au fur et à mesure qu'ils s'imprègnent de chlorophylle, pour se transformer en chloroplastes ordinaires ; ceux-ci peuvent se diviser, de sorte que 4 cellules arrivent à en posséder de 6 à 8.

L'auteur décrit de très longs mitoplastes, dans les cellules des faisceaux libériens.

Chaque cellule de la racine possède, d'après Dangeard, un mitoplaste filamenteux capable de se diviser ensuite. On voit donc que Dangeard vérifie, au point de vue de l'origine des plastides des Sélaginelles, les résultats antérieurs de Sapehin, dont il ne paraît pas avoir eu connaissance.

L'auteur décrit en outre le système vacuolaire. Dans le méristème, celui-ci est constitué par des vacuoles élémentaires ou « métachromes », peu nombreuses, remplies de métachromatine à l'état de solution colloïdale. Les colorations vitales font apparaître dans chacune d'elles, par précipitation de la métachromatine dissoute, un « corpuscule métachromatique » agité de mouvements browniens. Après fixation et coloration par la méthode de Regaud, les corpuscules contenus dans ces vacuoles, prennent, comme les plastides, avec l'hématoxyline ferrique, une teinte noir foncé. Au cours de l'évolution du système vacuolaire, la métachromatine contenue en solution colloïdale, augmente de quantité, et le nombre de corpuscules précipités par le colorant vital ou les fixateurs, devient aussi plus grand. La métachromatine est aussi extrêmement abondante dans la racine.

Le cytoplasme de *Selaginella Kraussiana*, contient

encore des *microsomes* peu nombreux. Ces corpuscules sont facilement visibles sur le vivant dans les cellules épidermiques des feuilles, dans les tubercules foliaires et dans la racine. Ils sont isolés ou réunis par deux, rarement en chaînettes. Ces corpuscules se colorent également électivement par la méthode de Regaud et il est très difficile de les distinguer des corpuscules métachromatiques, surtout si la limite des vacuoles est mal conservée.

Le fait que ces *microsomes* ont la propriété de se colorer par l'hématoxyline ferrique, comme les mitoplastes et les corpuscules métachromatiques, serait, d'après Dangeard, la cause de nombreuses erreurs. L'auteur n'hésite pas à admettre que ce sont ces éléments, corpuscules métachromatiques et microsomes, de nature et d'origine distinctes, qui ont été décrits ailleurs comme représentant le chondriome. Dangeard insiste encore sur ce fait, mis en évidence par lui, que dans les cellules âgées, le cytoplasme est constitué chez cette Sélaginelle par des fibrilles extrêmement minces. Dangeard ne croit donc ne pas trop s'avancer en disant que ces fibrilles ont été décrites parfois sous le nom de chondriocontes.

L'auteur conclut de ses recherches que le cytoplasme des Cryptogames vasculaires contient, comme dans toutes les cellules végétales :

1° Des plastes (*mitoplastes*) qui constituent le *plastidome* de l'auteur.

2° Des *microsomes* que l'on aurait souvent appelés mitochondries granuleuses, et qui constituent, le *sphérome*.

3° Un système vacuolaire contenant de la métachromatine constituant le *vacuome*.

4° Des *fibrilles protoplasmiques*, qui auraient été décrites sous le nom de chondriocontes.

Comme on a pu s'en rendre compte par cet exposé, l'ensemble des travaux publiés jusqu'à ce jour, malgré la grande valeur de beaucoup d'entre eux, ne résout pas, loin de là, la question de l'origine et de l'évolution des plastides chez les Ptéridophytes. Les stades les plus importants de la vie de ces plantes n'ont jamais été étudiés au point de vue qui nous occupe; à d'autres stades, l'étude a été des plus sommaires. En outre les auteurs ne s'entendent pas sur l'interprétation des faits et le désaccord le plus grand règne sur toutes ces questions.

L'étude générale que nous avons entreprise s'imposait donc; elle était d'autant plus utile que l'embranchement des Cryptogames vasculaires constitue, en quelque sorte, un trait d'union entre les Muscinées et les Thallophytes supérieurs, d'une part, et les Phanérogames d'autre part. L'on pouvait s'attendre par conséquent à y trouver des caractères particulièrement intéressants.

C'est pourquoi nous avons entrepris l'étude de l'évolution des plastides dans cet embranchement. Nos résultats principaux ont été résumés dans plusieurs Notes parues dans les Comptes rendus de l'Académie des Sciences et de la Société de Biologie, au cours de l'année 1920 et qu'il est inutile d'analyser ici, puisque ce travail n'en sera que le développement.

III. — TECHNIQUE.

Les Cryptogames vasculaires, que nous avons étudiés ne nous ont pas fourni en général des objets permettant l'observation vitale détaillée de leur cytoplasme. Nous

avons donc eu recours presque exclusivement à différentes méthodes mitochondriales.

On sait en effet que, dans ses recherches vitales sur le chondriome des cellules épidermiques de la fleur de Tulipe, Guilliermond a étudié l'action des divers fixateurs sur le cytoplasme et a démontré que les méthodes mitochondriales conservent, aussi fidèlement que possible, les mitochondries dans les formes qu'elles avaient sur le vivant. La même démonstration a été faite dans la cellule animale par Fauré-Frémiet, R. et H. Lewis, et dernièrement par Cowdry. Les méthodes mitochondriales offrent donc toute la sécurité désirable.

La méthode qui nous a donné les meilleurs résultats et qui a, par conséquent, presque toujours été employée est la méthode IV de Regaud.

On introduit les objets à étudier dans le liquide composé de :

Formol commercial	20 *cent. cubes.*
Solut. de bichromate de potasse à 3 p. 100	80 *cent. cubes.*

Il est nécessaire de les laisser pendant quatre jours dans ce bain, en ayant soin de le renouveler quotidiennement, s'il se trouble trop rapidement.

Cette fixation est suivie d'une « postchromisation » de huit à quinze jours de durée moyenne, mais que l'on peut prolonger plusieurs mois, si on le désire, dans une solution de bichromate de potasse à 3 p. 100. Puis, on lave les objets à l'eau courante pendant vingt-quatre heures et on procède à l'inclusion dans la paraffine.

Les rubans de paraffine sont collés sur les lames porte-objets à l'aide de l'albumine glycérinée. Ils doivent être d'une épaisseur ne dépassant pas 3 μ.

La fixation par la méthode de Regaud est suivie de la coloration à l'hématoxyline ferrique. Pour cela, on débarrasse les coupes de la paraffine qui les enrobe, par des passages successifs dans le xylol, l'alcool absolu, l'alcool à 95°, puis on les introduit dans un bain de mordançage constitué par une solution d'alun de fer ammoniacal à 4 p. 100[1].

Après vingt-quatre heures de mordançage on soumet les préparations à un lavage assez prolongé à l'eau courante, puis on les surcolore en les laissant pendant vingt-quatre heures dans un bain d'hématoxyline, de la formule suivante :

Hématoxyline	1 *gramme.*
Alcool à 95°	10 *cent. cubes.*
Glycérine	10 — —
Eau	80 — —

La régression est effectuée par l'alun de fer ammoniacal à 5 p. 100 et surveillée au microscope. On monte les préparations dans du baume du Canada.

La méthode de Regaud nous a donné en général de très beaux résultats. Cependant, dans certains cas, en particulier pour les tiges et les feuilles des Fougères, elle a été défavorable ; nous avons été obligé de nous adresser à d'autres méthodes de fixation.

Nous avons alors employé le formol du commerce. En laissant les objets pendant vingt-quatre heures dans ce liquide, nous avons obtenu, après inclusion à la paraffine

1. Après le passage à l'alcool à 95° il est le plus souvent très utile de collodionner les coupes, afin d'éviter qu'elles se décollent pendant l'action des traitements ultérieurs. Pour cela, on les plonge pendant environ une demi-minute, au sortir de l'alcool à 95°, dans du collodion spécial (collodion officinal 20 centimètres cubes, éther anhydre 40 centimètres cubes, alcool absolu 20 centimètres cubes), puis, après quelques secondes de séjour à l'air, de nouveau dans l'alcool à 95°, qui précipite la pellicule de collodion. Ceci fait, on introduit les objets dans le bain de mordançage à l'alun de fer.

et coloration à l'hématoxyline ferrique, de très belles préparations dans les cas où la méthode de Regaud était infidèle. Mais, dans la majorité des cas, le formol se montre un mauvais fixateur.

Nous nous sommes rarement servi de la méthode de Champy-Küll, d'un emploi très satisfaisant pour la cellule animale et appliquée avec succès par Guilliermond à la cellule végétale.

Cette méthode est la suivante :

Fixation pendant vingt-quatre à quarante-huit heures dans le mélange suivant :

Solution d'acide chromique à 1 p. 100 .	7 *parties.*
— *de bichromate de potasse à 3 p. 100.*	7 —
— *d'acide osmique à 2 p. 100.* . .	4 —

Lavage à l'eau pendant vingt-quatre heures puis traitement pendant vingt-quatre heures dans le mélange :

Acide pyroligneux rectifié.	1 *partie.*
Solution d'acide chromique à 1 p. 100 .	1 —

puis traitement pendant trois jours dans une

Solution de bichromate de potasse à. .	3 *p.* 100.

On colore à chaud par la fuchsine acide jusqu'à production de vapeurs, on lave à l'eau, on colore pendant quelques minutes dans une solution à 0,5 p. 100 de bleu de toluidine ou de thionine, puis on différencie dans une solution alcoolique d'aurantia à 0,5 p. 100 ; on lave à l'alcool, enfin on monte au baume du Canada.

Cette méthode a le grand avantage de permettre la différenciation des globules graisseux, colorés en brun par l'acide osmique, des mitochondries, colorées en rouge par la fuchsine.

Parfois, pour compléter nos observations, nous avons employé la fixation au picro-formol et au liquide de Lenhossèk. Ces mélanges ne sont pas des fixateurs de mitochondriaux. Cependant leur application est, dans certains cas de quelque utilité.

1° Picro-formol (fixateur de Bouin) :

Eau distillée saturée d'acide picrique	30 *cent. cubes.*
Formol	10 — —
Acide acétique	2 — —

Lavage à l'alcool jusqu'à ce que le liquide de lavage reste incolore, puis inclusion à la paraffine et coloration par l'hématoxyline ferrique.

2° Liquide de Lenhossèk :

Solution de bichlorure de mercure à 6 p. 100	75 *cent. cubes.*
Alcool absolu	20 — —
Acide acétique	3 — —

Lavage à l'eau, inclusion à la paraffine et coloration par l'hématoxyline ferrique.

Au cours de nos recherches, nous avons eu l'occasion de constater que la postchromisation par la solution de bichromate de potasse à 3 p. 100 n'était pas toujours nécessaire à l'obtention de bonnes préparations. Cette observation avait déjà été faite par Guilliermond, Sapehin, Duesberg, Cowdry et d'autres auteurs.

Par contre, nous avons remarqué que, dans l'application de la méthode de Regaud, une prolongation de la durée du mordançage dans l'alun de fer avant la coloration à l'hématoxyline (quarante-huit heures au lieu de vingt-quatre), exerçait l'influence la plus heureuse pour l'obtention de belles préparations en permettant une différenciation meilleure.

CHAPITRE II

RECHERCHES PERSONNELLES : LES FAITS

I. – ÉTUDE CYTOLOGIQUE DES FILICINÉES (Pl. I à VII).

I. Étude des cellules sexuelles. — Nous avons étudié les prothalles de diverses espèces de Polypodiacées récoltées dans les serres du Parc de Lyon, en particulier le prothalle d'*Adiantum capillus Veneris*, qui nous a été un objet d'étude particulièrement favorable.

Les premiers résultats furent longs à constater, vu la difficulté que nous avions éprouvée à nous procurer des prothalles sains. En effet, il n'est pas rare de trouver les organes sexuels des prothalles, en particulier les archégones, envahis par des Bactéries qui, attirées par le mucilage sucré émis par le col, trouvent dans l'oosphère un milieu de culture tout à fait favorable à leur développement. Nous avions cueilli ces prothalles dans un terrain occupé par des Mousses. En les récoltant sur un sol sablonneux, mais humide, nous croyions réduire les possibilités de l'infection au minimum. Nous ne nous sommes pas trompés.

Aussitôt recueillis, les prothalles ont été nettoyés sommairement, puis introduits aussitôt dans liquide fixateur de Regaud. Au cours de la postchromisation, les derniers débris des végétaux et particules étrangères furent enlevés, afin d'obtenir des coupes aussi propres que possible.

L'observation des coupes dont l'épaisseur ne doit pas

dépasser 2 μ, révèle à un petit grossissement un tissu lâche, gorgé de grains de chlorophylle et de corpuscules de couleur jaune. A la face inférieure s'observent les organes sexuels et les rhizoïdes.

Regardées à un fort grossissement, les cellules du prothalle sont de grande taille, à parois nettement visibles et relativement épaisses (Pl. II, fig. 1). Elles contiennent toutes un cytoplasme peu chromophile dans lequel sont inclus un noyau de petite taille et un grand nombre de chloroplastes très volumineux. Ces plastes sont le plus souvent lenticulaires et contiennent d'assez gros grains d'amidon composés. Ils sont le plus souvent bien colorés et leur écorce mitochondriale est nettement visible. Suivant le degré de différenciation, auquel a été soumise la préparation, les autres éléments mitochondriaux sont visibles ou non. Dans les cas où ceux-ci sont observables, ils sont constitués par des bâtonnets et des grains très souvent accolés aux chloroplastes, ce qui donne à ces derniers, un contour mamelonné (Pl. II, fig. 3 et 8).

Les vacuoles sont très grandes et remplies de composés phénoliques très constants dans presque tous les organes des Cryptogames vasculaires. Ce corps, dont la constitution chimique n'est pas encore très bien connue et dont la signification physiologique est ignorée, précipite sous l'action des fixateurs et de certains colorants vitaux, sous forme de plages uniformément granuleuses ou de grains plus ou moins volumineux, se fusionnant entre eux. Souvent, on observe une vacuole tapissée d'un précipité finement granuleux, sur le fond duquel se détachent des corpuscules nettement délimités de la même substance. La méthode de Regaud précipite cette substance en jaune

verdâtre s'il s'agit de plages, en jaune vif, s'il s'agit de corpuscules plus ou moins volumineux et arrondis.

Ce composé phénolique offre les réactions micro-chimiques des tannoïdes ; il est susceptible de se transformer à certains stades en anthocyane et correspond aux composés phénoliques si fréquents dans les Phanérogames et qui ont été étudiés par Combes, Willstätter et Guilliermond. La liqueur de Courtonne jaunit ces composés. Les bleus de Nil et de méthylène les colorent vitalement en bleu, de même que tous les colorants bleus d'aniline. Ces composés se colorent également par le rouge neutre et réduisent l'acide osmique.

Les cellules de la face inférieure du prothalle sont le plus souvent plus petites et moins volumineuses que celles des autres parties du prothalle, et à parois externes bombées. C'est aux dépens d'une de ces cellules que prendra naissance l'organe sexuel.

L'anthéridie. — La cellule épidermique qui doit évoluer en anthéridie ne se distingue au premier abord des autres cellules par aucun caractère particulier, sinon par des grains de chlorophylle de taille un peu plus petite. Bientôt, on assiste à des transformations des plus intéressantes. Les grains chlorophylliens perdent leur amidon (Pl. I, fig. 1) qui est résorbé, puis diminuent de taille. En même temps, leur enveloppe mitochondriale, se régénère en devenant de plus en plus épaisse, et un peu plus chromophile. A un certain stade (Pl. I, fig. 2), les chloroplastes sont réduits à des organites en forme de fuseaux épars dans le cytoplasme, dans lequel on constate également la présence de mitochondries en bâtonnets et grains qui ne semblent pas jouer un rôle apparent. Corrélativement,

à cette transformation, le cytoplasme paraît augmenter aux dépens des vacuoles qui se contractent. En même temps disparaît aussi, petit à petit, le composé phénolique si constant dans toutes les cellules.

Dans les cellules mères primordiales des anthérozoïdes, au début de leur formation (Pl. I, fig. 4), le cytoplasme est très dense, parsemé de petites vacuoles, dont on ne peut observer le contenu. Le noyau, qui occupe maintenant presque toute la cellule, est entouré d'un chondriome dans lequel on distingue des éléments ayant la forme d'assez gros bâtonnets et d'autres, de taille un peu inférieure, et granuleux. Il ne semble pas possible de douter que les premiers — les gros bâtonnets — représentent les anciens chloroplastes, dont l'amidon est à présent entièrement résorbé. On peut en constater certains qui possèdent encore une forme arquée témoignant de leur origine. Avant d'être arrivés à cet état, ils coiffaient le grain de chlorophylle et en avaient épousé le contour courbé. Les autres éléments constituent la partie du chondriome, dont nous ignorons encore le rôle exact, et que nous appelons, pour cette raison, la partie inactive[1].

Lorsque les cellules mères primordiales sont complètement développées (Pl. I, fig. 5), leur chondriome se présente sous forme d'un mélange de mitochondries granuleuses, en courts bâtonnets, et d'éléments un peu plus allongés, qui nous paraissent être les anciens plastides arrivés maintenant à l'état de chondriocontes parfaits. Si l'on n'avait pas pu suivre l'évolution de ces cellules

1. Le terme « inactif » signifie ici tout simplement que ces éléments sont inactifs dans la fonction chlorophyllienne et que nous ignorons leur rôle, car il est certain qu'ils ont des fonctions, sans doute très importantes, à remplir, mais celles-ci nous échappent encore.

pas à pas, il serait impossible de se rendre compte que les courts chondriocontes présents dans les cellules mères primordiales des anthérozoïdes dérivent des chloroplastes, à tel point ce mélange d'éléments mitochondriaux ressemble à un chondriome de valeur tout à fait homogène, tel que Guilliermond l'a décrit pour le sac embryonnaire de Tulipe (Pl. I, fig. 5 *a*). Les recherches de Guilliermond ont, en effet, mis en évidence dans cette cellule un chondriome à peu près exclusivement constitué par des mitochondries granuleuses ou en courts bâtonnets. Il remarquait en outre quelques mitochondries un peu plus grosses que les autres sans insister davantage sur ce fait (Pl. I, fig. 5 *a*).

L'évolution ultérieure des cellules mères primordiales d'anthérozoïdes en cellules mères donnera lieu à un sectionnement général des éléments mitochondriaux (Pl. I, fig. 6 et 7). Observés à un très fort grossissement, ils constituent un mélange de grains et de bâtonnets très courts disséminés en assez grand nombre dans le cytoplasme très épais et très chromophile. L'examen très attentif n'y permet pas de distinguer les éléments qui ont pour origine les anciens plastides. Il est cependant très probable qu'ils existent, mais ils sont devenus des mitochondries typiques.

On sait que les anthérozoïdes des Fougères sont des corps spiralés et ciliés. La spirale, composée de deux ou trois tours, provient de l'étirement des noyaux des cellules mères des anthérozoïdes ; elle est donc essentiellement formée de substance nucléaire, revêtue, d'ailleurs, d'une très mince couche cytoplasmique. A sa partie supérieure, elle porte une petite touffe de cils; ceux-ci sont insérés sur un organe particulier, le *blépharoplaste* sur-

tout bien étudié par Belajeff et qui semble dériver du centrosome de la cellule mère. A la partie inférieure de l'anthérozoïde, on observe, au moins pendant un certain temps, une vésicule de nature protoplasmique, qui représente le reste du cytoplasme de la cellule mère.

Dans les coupes à travers les cellules mères, en voie de former leur anthérozoïde, et qui ont été peu différenciées, on remarque le corps anthéridien coloré en noir et enroulé. Il entoure un petit amas de mitochondries granuleuses qui sont ensuite transmises à la future vésicule (Pl. I, fig. 8 et 9).

Certains auteurs avaient déjà remarqué que cet organe vésiculaire contenait de petits grains d'amidon. Au cours de nos recherches, il nous a paru les voir naître aux dépens de quelques-unes des mitochondries des cellules mères. Nous pensons qu'en raison de cette fonction, ces organites sont localisés dans la vésicule qui contiendra de ce fait les aliments nécessaires à l'anthérozoïde pendant le temps qu'il est à la recherche d'une oosphère. Nous pensons aussi que l'anthérozoïde ne contient que des mitochondries inactives. Il ne nous a pas été possible de voir le blépharoplaste signalé par Belajeff, ce qui est compréhensible puisque nous n'avons jamais pu différencier de centrosomes par les méthodes mitochondriales.

L'anthérozoïde des Fougères étant enroulé en spirale, il est impossible d'obtenir des coupes passant à travers tout leur corps. Une observation méthodique des fragments de coupes que l'on obtient, nous a cependant permis d'étudier en détail le chondriome de ces minuscules cellules.

Dans l'anthérozoïde mûr, les mitochondries sont exclusivement granuleuses. Elles paraissent être invariable-

ment disposées en deux rangées le long de la spirale nucléaire et espacées régulièrement (Pl. I, fig. 10 à 13). Champy et d'autres auteurs avaient déjà constaté un arrangement analogue du chondriome dans le spermatozoïde de *Bombinator* et de divers aimaux (Pl. I, fig. 13 *a*). Le phénomène est cependant moins net dans cette cellule animale.

Certains auteurs ont trouvé qu'il existait dans les cellules sexuelles mâles des animaux, un nombre constant de mitochondries. La difficulté, presque insurmontable, de faire des coupes à travers la totalité du corps anthéridien, ne nous a pas permis de vérifier cette question sur les anthérozoïdes des Fougères.

Pendant toute sa formation, l'anthéridie est entourée d'une enveloppe cellulaire dans les éléments de laquelle persistent des chloroplastes très nets accompagnés de mitochondries granuleuses et de courts bâtonnets (Pl. I, fig. 3) ; les chloroplastes sont ici cependant bien plus petits que dans les cellules constituant la plus grande partie du tissu du prothalle et ont résorbé partiellement leur amidon. Ces cellules sont pourvues de vacuoles contenant des composés phénoliques.

L'archégone. — Comme l'anthéridie, il se forme aux dépens d'une cellule épidermique qui, par divisions successives, donnera naissance à la future oosphère, à la cellule du canal de l'archégone, et aux cellules devant entourer et protéger l'organe en formation.

La cellule destinée à évoluer en oosphère contient, comme c'est le cas pour l'anthéridie, des chloroplastes plus petits que ceux des autres cellules du prothalle, qui subissent la résorption de leurs grains d'amidon.

Corrélativement, les vacuoles deviennent de plus en plus petites et perdent leur contenu phénolique. Une oosphère très jeune présente donc (Pl. II, fig. 2) un noyau volumineux et un cytoplasme parsemé de petites vacuoles et très riche en mitochondries. Ces organites affectent la forme de grains, de bâtonnets et de chondriocontes plus ou moins allongés. Ces derniers semblent représenter les anciens chloroplastes devenus des chondriocontes typiques. Les cellules jeunes du canal du col de l'archégone subissent la même transformation (Pl. II, fig. 2, 4, 5).

A un stade évolutif ultérieur, les éléments mitochondriaux de la future oosphère se segmentent complètement pour ne plus exister qu'à l'état de grains. Le nombre de mitochondries granuleuses ainsi formées est très élevé (Pl. II, fig. 7). Les mitochondries sont toutes semblables ; il est impossible de distinguer parmi elles, celles qui dérivent des anciens chloroplastes. Dans l'oosphère qui arrive à maturation (Pl. II, fig. 9), certaines mitochondries granuleuses du stade antérieur s'allongent pour devenir des bâtonnets. En même temps, le cytoplasme recommence à se vacuoliser.

L'évolution du système vacuolaire est particulièrement nette à ce stade : il a subi une réduction considérable de volume de ses éléments. Au fur et à mesure que les vacuoles se rapetissent, apparaît à leur intérieur un ou plusieurs corpuscules noirs, de forme ronde ou allongée, vaguement mitochondriale (Pl. II, fig. 4, 6, 7, 9 V). Finalement, il ne reste des vacuoles que des corpuscules noirs entourés d'une auréole hyaline. Il se pourrait que ces formes vacuolaires résultent de la contraction de ces vacuoles préexistantes, conditionnée par une force physique résultant de l'augmentation du cytoplasme. Cette

contraction provoquerait aussi une condensation d'une substance du suc vacuolaire qui ne serait pas colorable lorsqu'elle se trouve à l'état très dilué, ainsi que ce serait le cas dans les grosses vacuoles. On retrouve ces corpuscules dans tous les embranchements de Ptéridophytes, mais surtout chez les Lycopodinées. Nous en reparlerons à propos de ce groupe.

La cellule-œuf est constituée par un noyau de grande taille, entouré d'un cytoplasme vacuolisé, très dense (Pl. II, fig. 10). Son chondriome se présente sous forme d'un mélange de mitochondries granuleuses et de courts bâtonnets parmi lesquels il est impossible de déceler (Pl. II, fig. 12), même avec les plus forts grossissements, des différences qui permettent d'établir la part qui est due aux anciens chloroplastes transformés et aux autres mitochondries. Ce chondriome est tout à fait analogue à celui que Guilliermond a décrit dans le sac embryonnaire de Tulipe et que nous avons déjà signalé au cours de l'étude cytologique de l'évolution de l'anthéridie. L'oosphère ainsi formée est alors prête à recevoir l'anthérozoïde fécondant, après que le col de l'archégone y conduisant, se sera ouvert, et que ses cellules intérieures se seront désorganisées, en se transformant en un mucilage qui doit attirer la cellule mâle.

On sait que l'œuf des Fougères fécondé par un anthérozoïde commence immédiatement à se segmenter, par deux bipartitions successives, en quatre cellules, et à se développer. Pendant ce temps, le chondriome de la cellule fécondée est le siège de phénomènes non moins profonds et non moins intéressants.

Le jeune embryon constitué de quatre cellules s'accroît rapidement, ce qui provoque la formation de nombreuses

trabécules et de grandes vacuoles dans le cytoplasme (Pl. II, fig. 15). Ce cytoplasme est parsemé d'éléments mitochondriaux en grand nombre et d'une netteté parfaite. Ce sont des bâtonnets, les uns assez allongés, les autres courts, et des grains. Ils se tiennent de préférence autour du noyau, mais on les trouve encore dispersés dans toutes les parties du cytoplasme où ils sont peut-être transportés par les courants protoplasmiques. Examinés à un très fort grossissement, ce chondriome de l'embryon des Fougères s'offre à l'observateur comme étant composé de mitochondries très fortement colorées par l'hématoxyline ferrique et élaborant, çà et là, un grain d'amidon, comme le montre la présence sur leur trajet de petites vésicules, et d'autres mitochondries se distinguant par une taille légèrement plus petite, plus fine et une chromaticité un peu moindre que les précédentes et ne paraissant prendre aucune part à l'élaboration de l'amidon (Pl. II, fig. 16). Les premiers sont incontestablement des jeunes plastides qui, nous le verrons, vont évoluer, ultérieurement, sous forme d'amyloplastes dans les organes souterrains, et sous forme de chloroplastes dans les organes verts. L'autre groupe d'éléments mitochondriaux est constitué par les mitochondries, dont nous ignorons encore la signification.

L'œuf fécondé nous fait donc retrouver ici, à ce stade, les anciens chloroplastes qui, au cours de la formation des organes sexuels, se sont transformés d'abord en chondriocontes, puis en mitochondries granuleuses, afin d'être transmis, sous cette dernière forme, aux organes sexuels.

Il est permis de penser que les jeunes plastides de l'embryon n'ont comme origine que les anciens chloro-

plastes de l'oosphère. Nous avons signalé au cours de l'étude sur l'anthéridie que l'anthérozoïde mûr traînait avec lui pendant un certain temps, une vésicule contenant des mitochondries granuleuses élaborant de minuscules grains d'amidon. Nous croyons que ces petits plastides sont les anciens chloroplastes de l'anthéridie dont l'apport à l'oosphère est inutile, vu que cette dernière cellule contient déjà les éléments nécessaires pour former les grains de chlorophylle. Les plastides de l'anthéridie seraient donc inutiles et la Fougère semblerait s'en débarrasser par la vésicule qui, on le sait, est caduque.

Pendant toute l'évolution de l'oosphère, les cellules qui l'entourent sont le siège de phénomènes corrélatifs, mais moins complets. Au fur et à mesure que l'œuf se forme, leurs chloroplastes deviennent plus minces, par résorption de leur amidon en même temps que leur écorce mitochondriale se régénère (Pl. II, fig. 3, 8 et 11).

Cette résorption est complète lorsque le jeune embryon se forme, mais les chloroplastes ne perdent ici jamais leurs caractères de plastides et restent parfaitement reconnaissables. Ils se distinguent nettement des autres mitochondries granuleuses et en bâtonnets (Pl. II, fig. 14). Ces cellules ont toujours leurs vacuoles remplies de composés phénoliques. Celles qui forment la paroi du col de l'archégone meurent lorsque l'œuf est fécondé.

Si nous voulons représenter l'évolution du chondriome durant la formation des organes sexuels des Fougères par un schéma, nous pourrions adopter le dispositif suivant, dont l'interprétation ne nécessite pas de commentaires complémentaires :

Prothalle : chloroplastes et d'autres mitoch. à fonct. inconnues.

Cellule donnant naissance à l'anthéridie : Coexistence de chloropl. et d'autres mitoch. nettement distinctes.

Cellule mère primordiale d'anthérozoïde : Transformat. des plastes en chondriocontes coexistant avec d'autres mitoch. dont il est impossible de les distinguer.

Cellule mère d'anthérozoïde : Segmentation en grains ou courts bâtonnets de tous les éléments mitoch. Impossibilité de reconnaître les éléments constitutifs.

1° *Vésicule :* Mitoch. redevenant plastes, élaborant de l'amidon.

2° *Anthérozoïde proprement dit ;* mitoch. à fonct. inconnue.

Perte des nouv. petits plastes, la vésic. étant caduque, ne jouant pas de rôle dans la fécondation.

Cellule donnant naissance à l'archégone : Coexistence de chloropl. et des autres mitoch. nettement distinctes.

Les plastes sont transformés en chondriocontes coexistant avec d'autres mitoch. dont il est impossible de les distinguer.

Segmentation en grains de tous les éléments mitoch. Impossibilité de reconnaître les éléments constitutifs.

L'oosphère mûre : bâtonnets et grains et mitoch. inactives sans distinction possible entre eux.

allant féconder

Embryon : Une catégorie de mitoch. recommence à élaborer. A côté existent les mitoch. à fonction encore inconnue.

II. Etude cytologique de la racine des fougères. — Nous avons dit que l'œuf, une fois formé, se développait aussitôt, se divisait par deux bipartitions successives pour donner un embryon formé de quatre cellules. L'une de ces cellules est le point de départ de la première racine de la future Fougère.

Une coupe longitudinale à travers un point végétatif d'une racine de fougère (*Athyrium Filix femina*) révèle

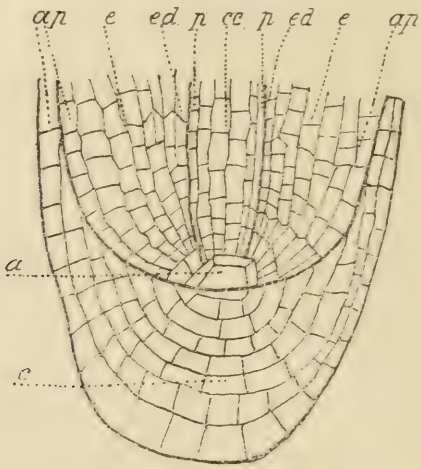


Fig. 1. — Coupe longitudinale de l'extrémité d'une racine de Fougère (*Pteris Blumeana*), d'après Van Tieghem et Douliot (grossi 100 fois).

la structure typique de cet organe chez ces plantes, (fig. 1). Près du sommet, on voit une grosse cellule de forme vaguement triangulaire dont la base convexe est tournée du côté de la coiffe ; c'est la cellule apicale ou initiale de la racine (*a*).

Les cloisons qui se forment parallèlement à la base convexe donnent des cellules qui constitueront la coiffe (*c*) ; d'autres cloisons apparaissent parallèlement aux autres faces de la cellule terminale et donneront nais-

sance à l'écorce (*e*) et au cylindre central (*cc*). L'assise pilifère est l'assise cellulaire la plus externe de l'écorce (*ap*). L'assise la plus interne formera l'endoderme (*ed*) et l'assise la plus externe du cylindre central formera le péricycle (*p*).

La méthode de Regaud au bichromate-formol, suivie de la coloration à l'hématoxyline ferrique, fixe admirablement le cytoplasme.

La cellule apicale (Pl. III, fig. 1) se distingue de toutes les autres par sa très grande taille et son cytoplasme très vacuolisé et un peu moins chromophile que celui des autres éléments cellulaires qui fixent le colorant plus énergiquement. Les vacuoles, très nombreuses, sont dépourvues de tout contenu visible. Sur le cytoplasme mauve de la cellule apicale, le chondriome se détache avec une précision remarquable. Observé à un très fort grossissement, on y distingue des mitochondries granuleuses et des bâtonnets procédant à une élaboration active d'amidon, ce dont témoignent les nombreuses vésicules que présentent les corps mitochondriaux. Le réactif iodo-ioduré colore le contenu de ces vésicules en brun acajou ; celui-ci jaunit dans le baume pour se décolorer au bout de quelques jours. Cette réaction ne laisse aucun doute sur leur nature amylacée [1].

On constate que ces organites restent groupés avec une préférence marquée autour du noyau. L'examen attentif d'une préparation contenant une cellule apicale,

1. Théoriquement le réactif iodo-ioduré devrait colorer l'amidon en bleu ou violet. Les agents fixateurs ramènent la molécule de l'amidon à une molécule hydrocarbonée plus simple (peut-être de la dextrine) qui ne se colore plus qu'en jaune brun. D'ailleurs souvent au moment de sa formation le produit hydrocarboné élaboré par les mitochondries présente les réactions de la dextrine.

que l'on a eu soin de traiter par le réactif iodo-ioduré, décèle nettement l'existence parmi les éléments élaborateurs d'autres mitochondries, sans fonctions apparentes qui correspondent ici aux mitochondries inactives, dont nous avons parlé dans l'étude des cellules sexuelles. Ces éléments se distinguent des autres, par une chromaticité un peu moindre et une taille légèrement plus petite. Ils sont mélangés sans ordre aux mitochondries élaboratrices et paraissent être en nombre plus réduit que celles-ci. Mottier avait déjà remarqué la coexistence d'éléments élaborateurs et inactifs dans son étude sur la racine d'*Adiantum pedatum*. Il s'était basé sur cette constatation pour soutenir sa théorie de l'individualité des plastides. Le chondriome de la cellule apicale des racines de Fougères paraissait à cet auteur d'autant plus favorable à sa théorie que les plastides sont très difficiles à distinguer des éléments inactifs dans les cellules apicales des racines des Phanérogames. En effet, les recherches de Guilliermond sur les racines de Graminées, puis de Ricin, de Pois, etc., nous démontrent que dans les cellules initiales du point végétatif, on observe un chondriome constitué à la fois par des chondriocontes, des courts bâtonnets et des mitochondries granuleuses (fig. 2). Ces éléments présentent tous les mêmes caractères de coloration, le même aspect morphologique et il n'est pas possible de distinguer parmi eux, ceux qui plus tard évolueront sous forme de plastides de ceux qui n'ont aucun rôle dans l'élaboration.

Les cellules qui entourent immédiatement la cellule initiale des racines de Fougères ont la même constitution cytologique que celle-ci, mais cette identité ne dépasse pas deux assises cellulaires et l'observateur assiste bien

vite, concurremment à la différenciation anatomique de l'organe, à une différenciation cytologique.

La coiffe frappe l'œil par ses vacuoles gorgées de composés phénoliques au point de masquer le cytoplasme. Elle est très épaisse et construite en cellules allongées, rectangulaires ou carrées. Plus on avance vers la pointe plus le cytoplasme disparaît sous l'abondance du con-

a *b*

Fig. 2. — *a*, Chondriome du méristème de la racine de Pois ; *b*, Chondriome de la cellule apicale d'*Athyrium Filix femina* (grossis environ 1200 fois).

tenu vacuolaire, de sorte que le chondriome de cette partie de la racine ne peut être étudié que difficilement. On y trouve cependant un chondriome constitué par des bâtonnets plus ou moins allongés et épais suivant qu'ils élaborent de l'amidon ou non, et des mitochondries granuleuses.

Dans le parenchyme cortical et dans l'assise pilifère, les éléments mitochondriaux subissent des transformations notables. On assiste à un allongement sensible de leur taille, et leur activité élaboratrice va en croissant. Ces transformations deviennent de plus en plus nettes, au fur et à mesure que le méristème se différencie. Dans le cytoplasme peu vacuolisé de ces cellules (Pl. III, fig. 3) on observe alors des chondriocontes onduleux, tortueux, rassemblés de préférence autour du noyau, qui est de grande taille. Le trajet de chaque chondrio-

conte est interrompu par un ou plusieurs renflements, au milieu desquels se distingue une tache claire. Il s'agit de grains d'amidon en voie de formation (Pl. III, fig. 4). Mélangées à ces mitochondries, qui représentent les amyloplastides, se trouvent des mitochondries inactives de même forme, un peu plus grêles et de chromaticité un peu moindre. L'observation à un très fort grossissement est seule capable de mettre nettement en évidence les éléments constitutifs de cet amas mitochondrial qui paraît, à la première analyse, être constitué par des mitochondries toutes semblables. Dans les parties les plus externes de l'écorce, il arrive fréquemment que les amyloplastides seuls sont visibles, si l'on ne prend pas soin d'effectuer la régression à l'alun de fer avec beaucoup de précaution. Ils affectent là l'allure de gros plastides allongés, très vésiculeux, au sein d'un cytoplasme qui se vacuolise de plus en plus ; il se précipite à l'intérieur de ces vacuoles beaucoup de composés phénoliques. Il arrive fréquemment que ces derniers sont colorés en noir par l'hématoxyline ferrique, ce qui paraît surtout avoir lieu dans la coiffe. Cette coloration qui s'ajoute à la coloration jaune que prennent ces composés par le bichromate est très inconstante et n'est jamais spécifique. L'aspect de ces vacuoles est différent de celles de la cellule apicale non seulement par leur contenu phénolique, mais encore par leurs dimensions beaucoup plus petites et leurs formes arrondies, rarement ovales, qui n'ont rien d'analogue avec les formes mitochondriales. Ces composés phénoliques n'ont donc pas sûrement ici l'origine mitochondriale que leur ont attribué pendant un certain temps Guilliermond et Moreau dans les Phanérogames et Mirande dans les Cryptogames vasculaires.

Ces petites vacuoles des cellules du méristème pourraient résulter de la contraction des grosses vacuoles préexistantes dans la cellule apicale qui les a transmises, ou être des néoformations. Il est difficile de se prononcer, ici, pour l'une ou l'autre de ces hypothèses.

Comme le parenchyme cortical, le cylindre central se différencie rapidement dans le point végétatif de la racine. Il est d'abord formé par des cellules rectangulaires, un peu plus allongées que celles des tissus voisins ; le péricycle conservera cette structure cellulaire, alors que le reste du cylindre central évoluera en formant des cellules très longues.

Dans les parties les plus jeunes du cylindre central, on constate les mêmes éléments que dans les cellules du parenchyme cortical se trouvant au même stade évolutif : des chondriocontes ayant sur leur trajet un ou plusieurs grains d'amidon disposés en chaînes, des mitochondries non élaboratrices plus ou moins allongées en forme de bâtonnets ou à l'état de grains. Peu à peu les chondriocontes élaborateurs perdent leur amidon qui est résorbé (Pl. III, fig. 5). Le chondriome prend alors une allure filamenteuse enchevêtrée, avec çà et là seulement, de rares grains d'amidon, encore visibles. A ce stade toutes les mitochondries ont une allure tellement pareille, qu'il est impossible de séparer celles qui sont douées de la faculté élaboratrice de celles qui sont inactives. En effet, on voit des chondriocontes en train de résorber leur produit d'élaboration, d'autres qui l'ont déjà perdu, et d'autres encore qui paraissent être le résultat d'un allongement de certaines mitochondries inactives. Tous ces organites sont mélangés à des petits bâtonnets et à des grains possédant la même intensité de coloration. Il

semble cependant, ainsi que l'a déjà admis Mottier, que ce sont les filaments très allongés qui sont les plastides.

Cette évolution en filaments s'accuse de plus en plus si l'on examine les parties plus âgées du tissu. On trouvera dans ces cellules des chondriocontes très longs (Pl. III, fig. 6 et 7) et très flexueux. Ils s'observent de préférence autour du noyau, qui prend lui-même souvent la forme allongée de la cellule. Il est curieux de noter que ces chondriocontes très allongés, qui représentent les plastides, ont perdu leur chromaticité intense et ne fixent plus l'hématoxyline que faiblement. Çà et là, épars dans le cytoplasme, sont les mitochondries inactives qui paraissent n'avoir subi que des transformations peu considérables ou même nulles. Elles se distinguent maintenant des autres, abstraction faite de leur taille, par leur coloration plus foncée que celle des plastides. On assiste donc à une sorte de balancement dans la chromaticité des deux catégories d'éléments mitochondriaux : quand l'une perd de sa chromaticité, l'autre paraît la récupérer et inversement. Guilliermond a constaté un fait tout à fait analogue dans la racine de Pois.

Les mêmes faits se constatent dans le péricycle, mais ses cellules étant moins longues que celles du cylindre central, le chondriome conserve des allures qui paraissent s'adapter au cadre cellulaire. L'allongement des mitochondries y est donc bien moins considérable.

Le système vacuolaire des cellules du cylindre central évolue très lentement et possède, à son origine, des formes pseudo-mitochondriales filamenteuses. On remarque à leur intérieur, un ou plusieurs corps noirs, rencontrés déjà dans l'oosphère et que nous rencontrerons encore chez les Lycopodinées (Pl. III, fig. 8). On réussit surtout

à mettre ces formes pseudo-mitochondriales en évidence si l'on différencie beaucoup les préparations, opération qui fait disparaître la coloration d'un grand nombre de mitochondries. Ce sont ces formes pseudo-mitochondriales des vacuoles qui ont été prises à tort par Dangeard pour des formations correspondant au chondriome de la cellule animale.

Des fixations faites par le picro-formol nous ont montré que les plastides et les mitochondries sont détruits par ce liquide. Ces deux catégories d'organites ont donc une constitution chimique analogue. Il est par conséquent impossible d'affirmer qu'il s'agit d'éléments n'ayant aucune parenté entre eux.

Dans l'étude de la racine des Fougères, nous pouvons donc suivre avec beaucoup de précision l'évolution du chondriome et le comportement des plastides et des mitochondries inactives. Les premiers d'abord sous forme de bâtonnets, de grains et de courts chondriocontes, s'allongent dans les cellules du cylindre central en perdant leur produit d'élaboration, pour former avec les secondes, les mitochondries inactives, principalement en bâtonnets et grains, un chondriome qui est tout à fait semblable à celui que nous avons observé dans la cellule animale (Pl. III, fig. 4).

Si nous résumons l'évolution du chondriome dans la racine, il faut noter :

Dans la cellule apicale : mitochondries élaboratrices, qui sont des plastides, et mitochondries inactives se distinguant entre eux par une taille et une chromaticité légèrement différentes. Chondriome presque exclusivement granuleux et en courts bâtonnets.

Dans le parenchyme cortical : allongement sensible

des plastides et production très active d'amidon. Allongement minime ou nul des mitochondries inactives. On peut distinguer les deux catégories d'éléments à leur taille et leur chromaticité légèrement différentes.

Dans le cylindre central : allongement très considérable et disproportionné des plastides. Résorption de l'amidon. Coexistence de mitochondries inactives nettement visibles, s'allongeant peu et qui sont ici plus chromophiles que les plastides.

III. Étude cytologique de la tige des fougères. — Une deuxième cellule de l'embryon quadricellulaire formé aussitôt après la fécondation de l'oosphère est le point de départ de la tige d'une jeune Fougère.

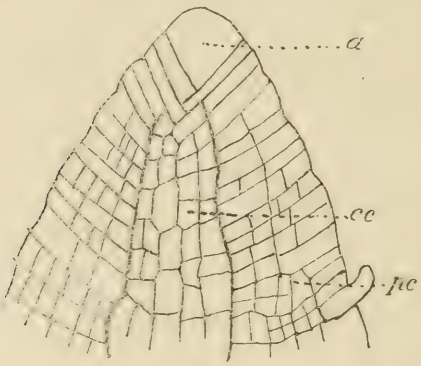


Fig. 3. — Coupe longitudinale du sommet d'une tige de Fougère (*Nephrolepis*) d'après Van Tieghem et Douliot (grossi 100 fois).

Le point végétatif de la tige des Cryptogames vasculaires porte à son sommet une grande cellule initiale (fig. 3 *a*) ayant la forme d'une pyramide triangulaire renversée, dont la base est convexe et tournée vers l'extérieur. Par des cloisonnement parallèles à ses trois faces latérales la cellule initiale donne naissance à trois séries de cellules, qui, par divisions ultérieures, formeront les segments foliaires, d'où dérivent tous les tissus de la tige. La cellule apicale ne se divise jamais par des cloisonnements parallèles à sa base.

Dans la cellule initiale, lorsque la tige souterraine est horizontale, comme chez *Pteris aquilina*, les trois faces planes de la pyramide sont remplacées par deux faces convexes, ce qui donne à cette cellule la forme d'un coin, dont une face est tournée vers le côté supérieur de la tige, l'autre vers le côté inférieur.

Nous avons étudié la tige de *Polypodium vulgare*, mais nous avons obtenu les plus beaux résultats, par l'observation méthodique de préparations de tige de *Pteris aquilina*. La méthode de Regaud, en général si constante et si fidèle, s'est révélée pour la tige, comme un mauvais procédé de fixation. Le liquide, essayé en particulier avec des tiges de *Polypodium*, durcit à un tel point ces organes, qu'il est impossible d'en obtenir des coupes permettant une étude détaillée. D'autre part, il favorise énormément la précipitation des composés phénoliques des vacuoles, qui masquent ainsi complètement le cytoplasme, ce qui rend l'étude de ce dernier fort difficile. Pour cette raison, nous nous sommes adressés à un autre fixateur, et pour avoir plus de chances de succès, aussi à un autre objet d'étude. C'est ainsi que nous avons recueilli les tiges souterraines de *Pteris aquilina*, dont la structure, tendre et délicate, malgré leur épaisseur, promettait une bonne pénétration du fixateur choisi, qui a été dans ce cas le formol commercial. Ce fixateur modère aussi la précipitation des composés phénoliques. Il nous a fourni de très belles préparations.

La cellule apicale que notre dessin (Pl. IV, fig. 5) représente en coupe oblique, passant par la base, ressemble beaucoup, au point de vue de sa structure cytologique, à la cellule initiale de la racine. Elle frappe l'œil de l'observateur par sa taille relativement grande et son

cytoplasme très vacuolisé, dépourvu d'un contenu apparent.

Le chondriome est composé de courts bâtonnets et de mitochondries granuleuses, disséminés dans tout le protoplasme, mais se maintenant de préférence autour du noyau. On trouve, parmi ces éléments, de nombreuses formes renflées et vésiculeuses, qui témoignent de leur active élaboration d'amidon. Cet hydrate de carbone est élaboré suivant le même mode que nous avons décrit dans la cellule apicale de la racine. Ces mitochondries sont accompagnées d'un certain nombre d'éléments inactifs de même formes, qui ne diffèrent des autres que par une taille légèrement plus petite et l'absence de tout produit d'élaboration visible. Il est impossible d'observer de différences dans leur degré de chromaticité. La répartition entre les éléments élaborateurs et inactifs est en général impossible; cependant, tous les faits que nous connaissons par ailleurs, nous permettent d'en affirmer l'existence dans la cellule initiale.

Les cellules avoisinant à la cellule apicale montrent la même constitution cytologique. Ces cellules sont très petites et occupées presque en totalité par un noyau volumineux, qu'entoure un cytoplasme très dense. Un peu plus tard seulement, lorsque les tissus sont très nettement différenciés en parenchyme cortical d'une part, (fig. 3 PC) et cylindre central d'autre part (fig. 3 CC), interviennent des changements dans l'aspect du chondriome.

Dans le *parenchyme* cortical, dont les cellules du bord externe sont très allongées (Pl. IV, fig. 9), les mêmes éléments, plastides et mitochondries inactives, sont présents. On assiste à une transformation des éléments du chondriome; une partie des mitochondries inactives qui

jusqu'ici étaient exclusivement sous forme de grains ou de bâtonnets s'allongent et prennent l'aspect de chondriocontes typiques, mais il subsiste encore quelques mitochondries granuleuses. Pendant ce temps, les plastides grossissent et prennent l'aspect de véritables amyloplastes arrondis ou de bâtonnets élaborant des grains d'amidon simples. Les amyloplastides sont donc représentés ici seulement par les éléments mitochondriaux en bâtonnets ou grains, alors que dans la racine ils affectaient surtout la forme de chondricontes. Les chondriocontes qui se sont développés dans le tissu de la tige, ne se distinguent des plastides, que par leur forme très étirée, flexueuse, d'aspect fragile. Ils sont dispersés ainsi que quelques rares mitochondries granuleuses, sans ordre dans la cellule et en contraste frappant avec les jeunes plastides, qui eux, ont des formes rondes ou lenticulaires très nettes (Pl. IV fig. 11). La fixation au formol fait ressortir avec une admirable netteté ces deux catégories d'éléments mitochondriaux qui ont la même chromaticité.

Les mêmes organites se remarquent dans le parenchyme un peu plus âgé, mais ici, les mitochondries inactives, en plus de leur forme et de leur taille différentes de celles des plastides, sont un peu moins chromophiles que ces derniers. Cette diminution de la chromaticité paraît augmenter graduellement, de sorte que leur différenciation est rendue beaucoup plus difficile et que souvent les plastides seuls sont visibles. L'activité de la production d'amidon est considérable dans ces cellules (Pl. IV fig. 8). Il arrive fréquemment de pouvoir observer dans quelques cellules toute la formation de cet important hydrate de carbone. Les grains d'amidon formés grossissent de

plus en plus, prennent une forme ovoïde ou ronde à hile excentrique ou central et rappelle l'aspect des grains d'amidon que l'on observe dans le tubercule de pomme de terre (fig. 4)

Fig. 4. — Grains d'Amidon de la tige de *Pterisa quilina* (grossis env. 900 fois).

Le *parenchyme stélique* est constitué par des cellules allongées. Dans les jeunes stades, toutes ces cellules stéliques sont semblables. On y distingue, à l'examen attentif, un cytoplasme très vacuolisé, le plus souvent dépourvu de composés phénoliques. Le chondriome y est sous forme de chondriocontes peu allongés, de bâtonnets et de grains (Pl. IV, fig. 7). L'élaboration de l'amidon est des plus active et s'effectue suivant le mode décrit dans l'étude de la racine des Fougères : sur le trajet de chondriocontes naissent des renflements qui grossissent en montrant d'abord à leur intérieur un point clair, représentant un petit grain d'amidon incolore : ces renflements ont ainsi l'aspect de vésicules qui grossissent peu à peu (Pl. IV fig. 10). Certaines mitochondries granuleuses sont donc douées de la même faculté élaboratrice. Il existe, en plus, de ces éléments, des mitochondries inactives ayant les mêmes formes que les précédentes, mais reconnaissables à leur taille un peu plus petite. Dans ces cellules, tous les éléments mitochondriaux fixent l'hématoxyline avec la même énergie.

Dans les *cordons procambiaux*, les amyloplastides résorbent leur amidon et s'allongent beaucoup. Souvent les chondriocontes qui en résultent ont l'aspect d'un amas de fils jeté au hasard dans le cytoplasme (Pl. IV, fig. 6). Presque toutes les mitochondries, plastides et

mitochondries inactives, subissent la même transformation et prennent l'aspect de chondriocontes. Par contre les cellules du parenchyme stélique (Pl. IV fig. 6, M) ne subissent pas de transformation aussi manifeste et la résorption de leur amidon s'effectue avec une lenteur manifeste. Alors que dans les éléments procambiaux, il y a des chondriocontes très longs et pour ainsi dire plus de grains d'amidon, le chondriome conserve presque, dans ces cellules du parenchyme stélique, l'aspect qu'il revêtait auparavant.

IV. Étude cytologique de la feuille des fougères. — La troisième cellule de l'embryon quadricellulaire formé aussitôt après la fécondation de l'oosphère donnera naissance à la première feuille de la Fougère.

Dans un limbe développé, on trouve du parenchyme en palissade et du parenchyme lacuneux comme chez les Phanérogames. L'épiderme, qui présente des stomates, renferme ordinairement des grains de chlorophylle dans toutes ses cellules, alors que l'épiderme des feuilles des Phanérogames en est le plus souvent dépourvu.

La feuille des Cryptogames vasculaires s'accroit en grande partie ou en totalité aux dépens d'une cellule terminale.

Nous avons étudié la feuille de *Scolopendrium vulgare* et d'*Athyrium filix mas*. La méthode de Regaud n'a été fidèle que pour la fixation de la feuille différenciée. Elle a échoué dans l'étude des méristèmes, pour la raison que nous avons indiquée à propos de l'étude de la tige. Nous nous sommes donc encore adressés au formol.

En étudiant les jeunes stades des sporanges chez *Scolo-*

pendrium vulgare, nous avons eu l'occasion d'étudier la feuille développée, en coupes transversales.

Le tissu foliaire se présente sous la forme d'un parenchyme lacuneux, vert, grâce à la présence de grains de chlorophylle. Ces chloroplastes sont particulièrement gros et nombreux à la face supérieure du limbe. Leur taille diminue à la face inférieure et dans les cellules profondes du tissu. Sur coupes fixées et colorées, les choroplastes sont nettement visibles. Ils fixent l'hématoxyline en noir. Le cytoplasme est pauvre et à grandes vacuoles ; le fixateur y a précipité une grande abondance de composés phénoliques. Bien souvent il n'existe qu'une seule grosse vacuole par cellule.

Dans les cellules épidermiques des feuilles différenciées, on arrive à mettre en évidence un chondriome d'une netteté parfaite. Il existe dans le cytoplasme des chloroplastes, contenant des grains d'amidon composés. Ces grains diffèrent par leur aspect de ceux que l'on rencontre chez les Phanérogames. Contrairement à ce qui s'observe chez les Phanérogames, les grains d'amidon ont ici en effet une forme allongée et lenticulaire ou quelquefois bacillaire. A côté des chloroplastes, il existe des chondriocontes typiques, des bâtonnets et des mitochondries granuleuses. Ces derniers éléments n'ont aucun rôle apparent et constituent ici la partie inactive du chondriome que nous avons déjà rencontrée dans tous les tissus étudiés. La différence de taille entre ces deux éléments mitochondriaux est ici poussée à l'extrême (Pl. VII, fig. 6).

Voyons maintenant quelle est l'origine de ces chloroplastes et quel est leur rapport avec les autres éléments du chondriome. Pour résoudre cette question, faisons

des coupes longitudinales à travers un point végétatif de fronde fixée par le formol.

Les cellules les plus jeunes du méristème renferment un gros noyau, et des vacuoles de petite taille, ovales, allongées ou rondes, remplies de composés phénoliques. Ces vacuoles sont, à l'origine, très petites, rondes, en bâtonnets, ou parfois filamenteuses et renferment un contenu phénolique qui souvent se colore en noir par l'hématoxyline. Elles donnent parfois l'illusion d'un chondriome. Dans le cytoplasme se détachent en noir des mitochondries en forme de bâtonnets et de grains. Tous ces éléments mitochondriaux sont absolument semblables (Pl. IV, fig. 1) et il est impossible de distinguer ceux qui plus tard doivent se transformer en chloroplastes ou rester à l'état de mitochondries inactives. Le chondriome paraît, à tous les points de vue, avoir la même valeur.

Cependant, en passant à l'observation des parties du méristème un peu plus âgées, des changements peuvent être observés : certains éléments mitochondriaux se sont allongés et sont devenus des chondriocontes (Pl. IV, fig. 2), en même temps qu'ils commencent à élaborer sur leur trajet de petits grains d'amidon. Ils existent à côté d'autres mitochondries qui paraissent étrangères à la fonction élaboratrice. Le même stade observé à un grossissement plus considérable, confirme avec plus de netteté encore ce début de transformation (Pl. IV, fig. 3). Plus tard, en même temps que le protoplasme se vacuolise, l'activité élaboratrice de certaines mitochondries devient de plus en plus manifeste (Pl. IV fig. 4). Les chondriocontes s'épaississent, deviennent vesiculeux à plusieurs endroits de leur trajet et ont l'allure des amyloplastides rencontrés dans le parenchyme cortical, déjà

un peu différencié, de la racine. Il s'agit ici en effet, pour la feuille, déjà de véritables chloroplastides qui, nous l'avons vu se sont différenciés à partir du chondriome, d'apparence tout à fait homogène des plus jeunes cellules. Groupés autour du noyau, ils ne laissent guère observer à cet endroit les autres éléments mitochondriaux; ceux-ci sont au contraire particulièrement visibles au bord de la cellule. Ces mitochondries restent petites; les chondriocontes inactifs sont rares. En les comparant dans ces cellules au chondriome du méristème de la figure 1, Pl. IV, on voit qu'elles ont conservé les formes qu'elles avaient dans ce méristème. Plus tard les diverses vésicules des chondriocontes élaborateurs se détachent de leur support en emportant chacun un fragment de substance mitochondriale et évoluent séparément pour devenir les gros chloroplastes, dont nous avons entretenu le lecteur au début de cette étude sur la feuille.

Dans l'épiderme inférieur se détachent nettement les cellules constituant les stomates. Elles offrent une évolution cytologique qu'il est très facile de suivre. D'abord on y trouve un chondriome dont les éléments paraissent tous avoir la même valeur; puis, bientôt, il devient nettement décomposable en petits chloroplastides et en mitochondries inactives. Petit à petit, les premiers augmentent de volume (Pl. VII, fig. 2,3) et deviennent des chloroplastes typiques. Cette différenciation des éléments mitochondriaux se fait lentement, de sorte qu'il est souvent possible de rencontrer dans une seule cellule tous les stades de la transformation (fig. 5).

Dans les stades évolués, l'ensemble du chondriome est très difficile à mettre en évidence. Le stomate adulte

(Pl. VII, fig. 5) est gorgé de chloroplastes qui masquent les autres mitochondries. Ces plastes formés d'une mince écorce mitochondriale teinte en noir cerclant un globule amylacé incolore sont serrés fortement les uns contre les autres et remplissent toute la cellule en donnant à cette dernière une structure spongieuse, déjà signalée par Mirande dans les Characées.

Dans les cellules du cylindre central, on assiste à un allongement des éléments mitochondriaux semblable à

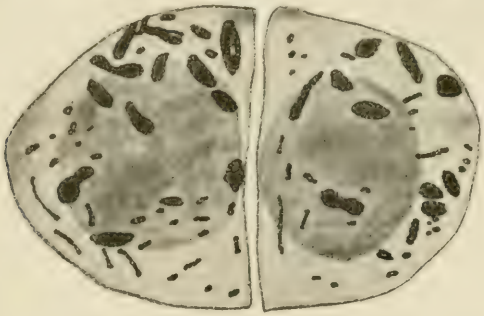


Fig. 5. — Jeune stomate de la feuille de *Scolopendrium vulgare* (grossi env. 1200 fois).

celui qui s'observe dans la racine. On remarque quelquefois les amas fusiformes de mitochondries décrits dans ces mêmes cellules par Pensa. Le formol paraît parfois fixer très fidèlement et sans contraction — ce qui est rare — le système vacuolaire de ces cellules. On y trouve beaucoup de formes filamenteuses, très allongées quelquefois très fines, à allures pseudo-mitochondriales ce qui est d'autant plus frappant que la substance contenue dans les vacuoles fixe quelquefois l'hématoxyline ferrique (fig. 6). Il arrive quelquefois que le système vacuolaire a l'aspect d'un réticulum qui fait penser au trophosponge de Holmgren. Il est facile de séparer ce

Fig. 6. — Système vacuolaire dans le méristème vasculaire d'une feuille d'*Athyrium Filix femina* (fixat. au formol) (grossi env. 1200 fois).

système vacuolaire des mitochondries qui sont presque toutes décolorées, si la différenciation à l'alun a été poussée très loin.

Au cours de cet exposé nous avons pu nous rendre compte d'une façon tout à fait rigoureuse que le chondriome des végétaux n'est pas un assemblage d'éléments de même valeur. L'étude des premiers stades du système foliaire des Fougères nous démontre que dans les plus jeunes cellules, il n'est pas possible de faire l'analyse du chondriome ce qui peut, on le conçoit, fausser l'interprétation de faits apparemment indiscutables.

L'étude cytologique de la feuille des Fougères n'a rien de particulier et ne diffère en rien de

celles que d'autres auteurs ont entreprises chez les Phanérogames.

Guilliermond, en vérifiant les résultats de Lewitsky sur le bourgeon foliaire d'*Elodea canadensis* décrit dans les

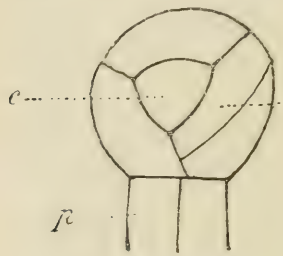
Fig. 7. — Formation des chloroplastes dans le point végétatif de bourgeon d'*Elodea canadensis* (d'après Guilliermond).

1. Méristème très jeune avec son chondriome. — 2, 3, 4. Formation des chloroplastes. — 5. Cellule différenciée contenant des chloroplastes définitivement constitués et des mitochondries inactives.

plus jeunes parties du méristème un chondriome tout à fait analogue évoluant suivant les mêmes règles que nous avons observées chez les Fougères.

V. Étude cytologique du sporange des fougères. — Lorsque le moment de la sporogénèse est venu chez la Fougère, une cellule de l'épiderme inférieur, située souvent au fond d'une crypte formée par l'indusie et le limbe proprement dit, se cloisonnera successivement pour donner le *pied* du sporange et un renflement terminal, composé

d'une cellule centrale et d'un certain nombre de cellules périphériques (fig. 8). La cellule centrale formera, par 4 bipartitions successives, les quatre cellules mères primordiales ainsi que trois assises d'autres cellules, dont la plus externe constituera la future assise mécanique et, les deux autres, les assises nourricières. Chacune de ces cellules mères primordiales se divisera encore en 4 pour former les cellules mères des spores.



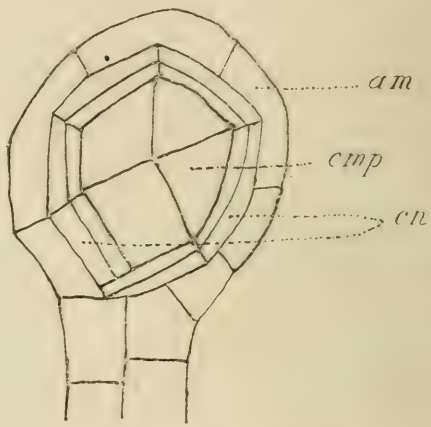


Fig. 8. — Développement d'un sporange de *Polystichum Filix mas*. A gauche : stade très jeune. A droite : les cellules mères et les assises nourricières sont formées (grossi 150 fois) (d'après G. Bonnier et Leclerc du Sablon).

Celles-ci prendront naissance par une dernière division des cellules mères.

Nous avons étudié au point de vue cytologique l'évolution du sporange, en prenant comme exemple *Scolopendrium vulgare*, *Asplenium Ruta muraria* et *Pteris aquilina*. Les sporanges recueillis à tous les stades, ont été fixés et colorés par la méthode de Regaud, qui donne d'excellents résultats.

Le sporange naît aux dépens d'une cellule épidermique possédant les caractères d'une cellule embryonnaire dans laquelle se trouvent des chloroplastes bien formés, mais

de petite taille. Le très jeune sporange (Pl. V, fig. 1) héritera donc de cette structure cytologique. En effet, à part un cytoplasme plus épais, moins vacuolisé et un gros noyau, on trouve dans ces cellules un assemblage mitochondrial formé, comme dans la cellule qui lui a donné naissance, par de petits chloroplastes, des bâtonnets et des grains. Il y a aussi des chondriocontes, mais ils paraissent rares. Les petits chloroplastes, dont l'examen vital confirme l'existence, élaborent de petits grains d'amidon composés. Par leur taille un peu plus grosse et leur chromaticité très accusées ils se distinguent nettement des mitochondries inactives (Pl. V, fig. 2). Nous observons donc ici, comme ce fut le cas dans les cellules des feuilles, les deux éléments distincts qui constituent le chondriome : les jeunes chloroplastes d'origine mitochondriale d'une part, et les mitochondries inactives d'autre part, reconnaissables par leur taille et de faibles différences de chromophilie.

Pendant les premiers stades évolutifs, c'est-à-dire jusqu'à la formation du pédicelle et du renflement terminal, ce chondriome caractérise invariablement le cytoplasme (Pl. V, fig. 3, 4). De nombreuses caryocinèses témoignent de la grande activité dont sont doués ces nouveaux tissus.

C'est maintenant que commence la différenciation du sporange proprement dit. Elle est accompagnée de transformations cytologiques importantes. Si on étudie une coupe à travers un sporange en voie de former ses cellules mères primordiales, on constate tout d'abord que, dans les cellules du pédicelle et de la future assise mécanique, les vacuoles contiennent, en grande abondance, un composé phénolique donnant des précipités jaunes avec la méthode de Regaud, et que l'hématoxyline

ferrique colore souvent en noir. Dans ces mêmes éléments cellulaires on constate la présence de chloroplastes, de petite taille, mais parfaitement constitués. Parfois ces derniers sont aussi lenticulaires, parfois arrondis, et souvent, surtout dans le pédicelle, allongés et réunis deux par deux ; cela leur donne, s'ils ne renferment que peu d'amidon, l'allure de gros chondriocontes. On constate encore ici l'existence de mitochondries inactives. Dans les cellules centrales, qui ont, au moment de leur naissance, le même chondriome que celui que nous venons de décrire, on assiste à de profondes transformations cytologiques ; les chloroplastes deviennent des chondriocontes typiques. L'étude de ce stade évolutif permet de suivre toutes les phases de cette régression du chloroplaste en chondrioconte. Issu d'une mitochondrie, ainsi que nous l'avons vu au cours de l'étude de la feuille, le chloroplaste redevient mitochondrie dans les cellules mères primordiales. Les cellules centrales du jeune sporange aussitôt formées (Pl. V, fig. 6), les chloroplastes qui s'y trouvent inclus à la suite des divisions cellulaires successives qui se sont opérées, résorbent petit à petit leur amidon, perdent leur pigment vert, prennent l'allure de fuseaux ou une forme arquée, et s'allongent un peu. Pendant la résorption de l'amidon, s'effectue parallèlement la régénération du support mitochondrial. Celle-ci terminée, les anciens chloroplastes sont devenus des chondriocontes typiques. Les figures 6 et 8 de notre planche V sont à ce sujet tout à fait démonstratives et méritent de nous arrêter un peu plus longuement. Nous voyons dans le cytoplasme des cellules centrales des chloroplastes bien constitués contenant de l'amidon (*c*). Ils sont encore dispersés dans toutes les régions cen-

trales. Certains d'entre eux sont en train de résorber complètement leur produit d'élaboration et ont l'allure de fuseaux ou d'arcs (*f*). Ils ne sont plus très éloignés du stade chondrioconte réalisé par d'autres chloroplastes complètement modifiés (*ch*). Le nombre de ces éléments ainsi transformés est variable, mais n'atteint pas la totalité des mitochondries. Une bonne part du chondriome revient en effet aux mitochondries inactives (*m*) qui sont des chondriocontes, des bâtonnets et des mitochondries granuleuses n'ayant subi aucune transformation. Quelquefois, elles paraissent s'allonger quelque peu. A ce stade, elles sont particulièrement nettement séparables des plastides. Ces derniers conservent toujours une allure un peu plus raide ; ils sont aussi un peu plus gros que les mitochondries inactives et d'une chromaticité un peu supérieure. Ce sont là des caractères qui sont ici assez facilement constatables. (Pl. V, fig. 8).

Lorsque les cellules mères primordiales sont bien constituées, leur chondriome se présente donc sous la forme suivante :

Pédicelle et future assise mécanique : a) chloroplastes ; *b*) mitochondries inactives sous forme de chondriocontes, de bâtonnets et de grains.

Cellules centrales : a) chondriocontes et bâtonnets plus ou moins longs dérivant des anciens chloroplastes ; *b*) chondriocontes, bâtonnets et mitochondries granuleuses constituant la partie inactive du chondriome ne subissant aucune transformation apparente. Ces éléments se distinguent des anciens plastides par une taille plus fine et une chromaticité un peu plus faible.

Laissons maintenant de côté la future assise mécanique et occupons-nous du sort des cellules centrales.

Les cellules mères primordiales vont devenir des cellules mères. Au début de cette transformation (Pl. VI, fig. 1), le chondriome reste le même que celui dont ces nouvelles cellules dérivent, mais très rapidement les cellules mères s'individualisent et en même temps leur chondriome subit un sectionnement général de ses éléments en bâtonnets et grains (Pl. VI, fig. 2). Parmi ces mitochondries qui entourent ainsi le gros noyau de la cellule-mère, on en distingue certaines qui sont plus grosses et plus colorées que les autres. Ce sont là sans doute celles qui proviennent du sectionnement des chondriocontes provenant des plastides. On peut donc admettre que ce sont les anciens chloroplastes (Pl. VI, fig. 5).

Les cellules mères contiennent dans leur cytoplasme quelques petites vacuoles.

A ce stade évolutif, les cellules de l'assise nourricière ont encore conservé un chondriome composé principalement de chondriocontes (Pl. VI, fig. 2), parmi lesquels les anciens chloroplastes sont reconnaissables à leurs caractères habituels (Pl. V, fig. 6). Des chondriocontes, des bâtonnets et des grains mitochondriaux inactifs accompagnent ces éléments allongés.

Les cellules mères n'ont plus qu'à se diviser, encore une fois en quatre pour devenir des spores. Les jeunes spores ainsi formées sont des cellules triangulaires ayant une face courbe. Elles sont disposées d'abord quatre à quatre, puis plus tard sans ordre, dans l'assise nourricière qui leur donnera les moyens de grandir et de devenir des spores parfaites. Au point ds vue cytologique, ce stade nous révèle un chondriome entièrement granuleux (Pl. V, fig. 3). Les mitochondries sont en nombre incalculable et remplissent tout le cytoplasme

de la jeune spore et de l'assise nourricière. Çà et là s'observent de petits bâtonnets, mais ceux-ci sont très rares. Il est fort probable que ce chondriome renferme les deux éléments mitochondriaux, mais il est impossible de les reconnaître. Nous croyons cependant pouvoir admettre que les chloroplastes se perpétuent avec les mitochondries inactives.

Quoi qu'il en soit, la question paraît résolue, lorsqu'on examine la spore. Malheureusement, il est fort difficile de faire des coupes à travers ces cellules à cause de leurs membranes très résistantes qui compromettent souvent aussi la fixation. Enfin, la différenciation ne s'effectue pas toujours selon le désir de l'observateur. En faisant beaucoup de coupes, on arrive cependant à se faire une image exacte du chondriome de la spore (Pl. VI, fig. 4) qui est composé de bâtonnets et de mitochondries granuleuses. Certains éléments parmi cet assemblage sont plus gros que les autres ; il s'agit là des anciens chloroplastes qui se sont déjà légèrement différenciés, ils ont subi au cours de la maturation de la spore un allongement et un épaississement, peu considérables, il est vrai, mais très nets.

Ce mouvement évolutif a été suivi par les mitochondries inactives qui se présentent ici, comme dans toutes les autres cellules, avec leurs caractères distinctifs.

L'étude de la germination des spores nous montre que le pigment chlorophyllien naît immédiatement avant l'éclatement des membranes et est porté par des plastes bien constitués qui se sont sans doute formés aux dépens de cette catégorie de mitochondries prédestinées à évoluer en plastides, et dont le cycle parcouru chez la Fougère est si curieux. Disparus au moment de la formation des cellules mères primordiales, les chloroplastes appa-

raissent de nouveau au moment de la germination de la spore après avoir passé par le stade de mitochondries typiques.

Le tube germinatif qui sort de la spore est déjà un prothalle; il nous amène donc au point de départ de notre étude sur les Fougères.

Pendant toute notre étude sur l'évolution du sporange, nous ne nous sommes, pour ainsi dire, pas occupés des cellules qui se différencient pour devenir l'assise mécanique.

Lorsque, au stade des cellules mères primordiales, l'ébauche de l'assise mécanique est définitivement fixée, les cellules qui la constituent contiennent, comme le pied du sporange, des chloroplastes lenticulaires et arrondis et des mitochondries inactives sous forme de bâtonnets et des grains. Les vacuoles du cytoplasme sont remplies de composés phénoliques qui se colorent souvent en noir par l'hématoxyline ferrique.

Les chloroplastes se retrouvent encore pendant le stade des cellules mères, mais peu à peu, ils disparaissent complètement par résorption.

Jetons un coup d'œil d'ensemble sur les transformations successives que subit le chondriome au cours de la formation du sporange et, pour plus de clarté, essayons d'en dresser un schéma :

1° Cellules épidermiques donnant naissance aux sporanges :

Cytoplasme renfermant :
- a) *Chloroplastes :* structure typique et de petite taille.
- b) *Mitochondries inactives :* bâtonnets plus ou moins allongés, grains et chondriocontes.

2° Très jeunes sporanges :

Cytoplasme renfermant :
- a) *Chloroplastes :* structure typique et de petite taille.
- b) *Mitochondries inactives :* bâtonnets plus ou moins allongés, grains et chondriocontes.

3° Cellules mères primordiales :

Cellules centrales :	Cytoplasme renfermant :	a) *Chloroplastes :* Perte du pigment chlorophyllien, résorption de l'amidon, régénération du support mitochondrial et transformation en chondriocontes. b) *Mitochondries inactives :* bâtonnets plus ou moins allongés, grains et chondriocontes (les chondriocontes s'allongent quelquefois).
Assises nourricières.	Cytoplasme :	Même constitution cytologique que les cellules centrales : chondriocontes (anciens chloroplastes) et mitochondries inactives sous toutes les formes.

4° Stade cellules mères :

Cellules mères :	Cytoplasme renfermant :	a) *Chloroplastes :* bâtonnets et grains résultant de la segmentation des chondriocontes issus du stade 3° a. b) *Mitochondries inactives :* bâtonnets et grains résultant de la segmentation des éléments du stade 3° b.
Assises nourricières.	Cytoplasme :	Même constitution que dans le stade 3°.

5° Stade jeunes spores :

Jeune spore.	Cytoplasme renfermant :	a) *Chloroplastes :* b) *Mitochondries inactives :*	Grains et très courts bâtonnets sans distinction possible entre eux.
Assises nourricières.	Cytoplasme renfermant :	a) *Chloroplastes :* b) *Mitochondries inactives :*	segmentat. en grains de tous les éléments mitochondriaux transmis par le stade cellules mères.

6° Stade spore mûre :

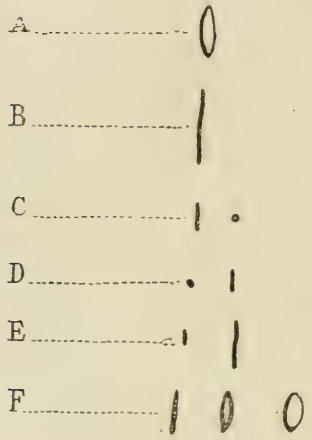
Cytoplasme renfermant :	a) *Chloroplastes :* b) *Mitochondries inactives :*	bâtonnets et grains.

7° Germination :

Cytoplasme renfermant :	a) *Chloroplastes :* les bâtonnets et les grains du stade 6° s'allongent, se rechargent du pigment vert perdu au stade cellules mères primordiales et redeviennent chloroplastes typiques. b) *Mitochondries inactives :* bâtonnets et grains, plus tard encore des chondriocontes.

Pendant toute cette évolution, excepté pendant le stade 5, les mitochondries inactives se distinguent des plastides par leurs dimensions un peu plus petites (il y a disproportion énorme lorsque les plastes sont évolués), et souvent aussi par leur chromaticité un peu plus faible envers l'hématoxyline ferrique.

TABLEAU MONTRANT LES DIVERSES PHASES DE TRANSFORMATION D'UN CHLOROPLASTE PENDANT L'ÉVOLUTION DU SPORANGE



A, Cellule épidermique donnant naissance au sporange et très jeune sporange.

B, Stade cellules mères primordiales.

C, Stade cellules mères.

D, Stade jeune spore.

E, Stade spore mûre.

F, Début de la germination.

Fig. 9.

On sait que le développement du sporange des Fougères rappelle celui d'une anthère de Phanérogame. Guilliermond, en étudiant l'évolution du chondriome, pendant la formation des grains de pollen de *Lilium candidum*, a vu que, dans le cytoplasme des cellules qui procédaient à ces transformations, existaient deux catégories d'éléments mitochondriaux : des amyloplastides et des mitochondries inactives possédant les mêmes caractères distinctifs que ceux dont nous avons parlé au cours de l'étude de l'évolution du sporange.

II. — ÉTUDE CYTOLOGIQUE DES EQUISÉTINÉES (Pl. VIII, IX et X).

Les types étudiés se rapportent au genre *Equisetum* : *Equisetum arvense et Equisetum limosum.*

Les divers organes de ces Végétaux ont été introduits dans le liquide fixateur de Regaud, aussitôt après avoir été récoltés. Ce procédé de fixation donne de si beaux résultats, qu'il n'est pas nécessaire de s'adresser à d'autres liquides. Nous avons cependant essayé le formol, mais avons obtenu des fixations très inférieures à celles que l'on obtient par la méthode de Regaud. Par la méthode au formol, le cytoplasme se coagule violemment, se colore avec beaucoup plus d'énergie qu'avec les autres procédés, ce qui rend la différenciation du chondriome très difficile à réaliser et toujours peu nette.

I. Étude cytologique de la racine des equisetum. — La racine des Equisétinées montre la même structure anatomique que celle des Fougères.

La *cellule apicale*, par son volume et sa forme triangulaire, frappe l'œil aussitôt que l'on étudie une coupe longitudinale médiane faite à travers un point végétatif. Comme celle des Fougères, elle est très vacuolisée ; de nombreux trabécules protoplasmiques relient le cytoplasme pariétal au noyau qui est de taille relativement petite (Pl. VIII, fig. 6).

Le chondriome de cette cellule est formé par des bâtonnets quelquefois un peu allongés, qui ne présentent pas toutefois le caractère de véritables chondriocontes, et par des mitochondries granuleuses. Certains de ces organites offrent une ou deux vésicules représentant des grains d'amidon élaborés. Ce sont donc de petits plastides.

D'autres mitochondries ne paraissent pas douées de cette faculté élaboratrice et constituent, avec les petits plastides, le chondriome. Il est très difficile de distinguer les mitochondries inactives des plastides contrairement à ce qu'il nous a été aisé de faire lors de l'étude de la cellule apicale de la racine des Fougères.

Cependant, à l'aide d'un très fort grossissement (Pl. VIII, fig. 4), on arrive à distinguer les jeunes plastides des mitochondries inactives. Ces dernières sont caractérisées par des dimensions très légèrement plus petites. Il est impossible de constater une différence de chromaticité entre ces deux catégories d'éléments.

Les éléments cellulaires qui entourent immédiatement la cellule initiale possèdent encore un chondriome tout à fait identique à celle-ci (Pl. VIII, fig. 1). Ce n'est que lorsque les différents tissus du méristème se sont individualisés que l'on constate parallèlement des changements cytologiques.

Dans le *parenchyme cortical*, au début de sa formation, on assiste à un allongement de la plupart des éléments mitochondriaux. Certains sont devenus des chondriocontes fins et flexueux, tels que nous en avons rencontré dans le stèle des Fougères ; ce sont surtout les mitochondries inactives qui ont subi cette transformation. En même temps, ces dernières perdent beaucoup de leur chromaticité et se distinguent avec une admirable netteté des plastides qui restent colorés en noir foncé, et sont le plus souvent vésiculeux et bien plus courts. Parmi les deux catégories d'éléments mitochondriaux, on trouve encore des bâtonnets et des grains. Les éléments inactifs paraissent dominer en nombre sur les autres (Pl. VIII, fig. 2).

La différence de coloration entre les mitochondries inactives et les plastides s'observe déjà remarquablement bien avec un grossissement habituel. Examinée à un fort grossissement (Pl. VIII, fig. 5), l'aspect des mitochondries peut être étudié en détail. Les jeunes amyloplastides se présentent sous forme de grains et de bâtonnets, de tailles assez grosses, à l'extrémité ou au milieu desquels se trouve une petite vésicule formée par un petit grain d'amidon non coloré par l'hématoxyline. Le grain, complètement enveloppé par la substance mitochondriale, prend plus tard l'aspect d'une grosse vésicule. Quelquefois, la formation de l'amidon se répète deux ou

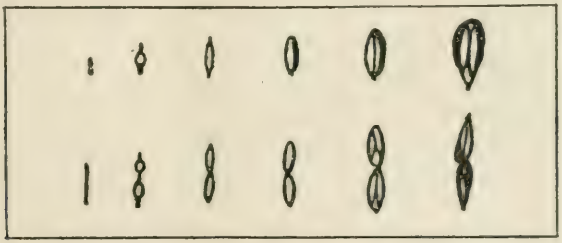


Fig. 10. — Évolution des amyloplastes dans la racine d'*Equisetum*.

trois fois sur le trajet du plastide, ce qui donne d'abord à cet organite, une allure noueuse, puis de chapelet. Les mitochondries inactives, au contraire, ne présentent jamais de vésicules.

Dans les cellules les plus externes du parenchyme cortical, la différenciation des deux catégories d'éléments mitochondriaux est poussée à l'extrême. Le cytoplasme de ces cellules ne contient souvent qu'une seule vacuole. Les jeunes amyloplastides, sous forme de bâtonnets ou de grains vésiculeux, ont grossi considérablement et sont devenus des amyloplastides typiques. Ils sont maintenant

piriformes, cunéiformes, contenant un grain d'amidon composé. Quelquefois ils ont la forme d'une haltère dont les deux renflements sont occupés par un grain d'amidon (fig. 10). Il arrive fréquemment que l'observateur a la chance de trouver, dans une seule de ces cellules, tous les stades de la différenciation des plastides (Pl. VIII, fig. 3).

Dans ces mêmes cellules se trouvent, à côté des amyloplastes bien constitués, des mitochondries inactives, sous forme de bâtonnets et de grains. Les chondriocontes allongés et flexueux du parenchyme semblent avoir disparu, sans doute à la suite d'une segmentation. Ces mitochondries inactives ont récupéré leur capacité de fixer énergiquement l'hématoxyline ; elles apparaissent de nouveau teintes en noir foncé, comme dans la cellule apicale : elles ne se distinguent donc des amyloplastides que par une différence de taille très marquée.

Dans le *cylindre central*, nous assistons, comme chez les Fougères, à la résorption de l'amidon des plastides et à un allongement considérable de tous les éléments mitochondriaux.

La *coiffe* contient dans ses cellules les mêmes éléments mitochondriaux que le parenchyme cortical : des bâtonnets plus ou moins allongés et des mitochondries granuleuses existant à côté de jeunes plastides. Les composés phénoliques paraissent ici bien moins abondants que chez les Fougères, ce qui permet de voir le chondriome de ces cellules avec assez de facilité.

II. Étude cytologique de la tige des equisetum. — La méthode de Regaud conserve admirablement le chondriome de cet organe. Une coupe longitudinale, à travers

un jeune bourgeon de tige, montre, au microscope, un cône végétatif avec des nœuds latéraux qui porteront des rameaux recouverts par des écailles.

Ces ramifications de la tige sont particulièrement favorables à l'étude cytologique. Dans toutes les cellules de ce méristème, on observe des bâtonnets et des mitochondries. Tous ces éléments sont de même taille et de même intensité de coloration (Pl. IX, fig. 1) occupant un cytoplasme parsemé de petites vacuoles. Ils se groupent de préférence autour du noyau, le long des parois et autour des vacuoles. Les plus forts grossissements accusent une parfaite homogénéité dans ce chondriome qui rappelle celui que l'on rencontre dans la gemmule de Ricin et qui a été si bien décrit par Guilliermond : ici aussi ce sont des bâtonnets et des grains de mêmes dimensions, de même allure et de même intensité de coloration.

Il est cependant très probable que dans ce méristème de la tige, il existe aussi des mitochondries prédestinées à se transformer en chloroplastes. L'examen attentif des divers stades d'une jeune tige nous montre, en effet, bientôt, une différenciation des éléments mitochondriaux. Lorsque ce jeune rameau sera plus âgé, certaines de ces mitochondries procèderont à une élaboration d'amidon peu intense, mais cependant très nette. En même temps, tous les éléments mitochondriaux se sont allongés ; il n'est pas difficile de constater que ce sont les mitochondries inactives chez lesquelles cet allongement se manifeste le plus.

En observant une coupe médiane à travers un bourgeon latéral de tige, un peu plus évoluée, on constate : dans la cellule initiale, des bâtonnets et des grains, quelques fois des chondriocontes. Les bâtonnets et les grains

paraissent un peu plus chromophiles et légèrement plus gros que les chondriocontes. Il est permis, en prenant en considération les résultats acquis lors de l'étude des Fougères, d'affirmer qu'il s'agit là des futurs chloroplastides. Dans les autres parties du jeune méristème, on observe une formation d'amidon aux dépens des bâtonnets qui se sont parfois un peu étirés et des mitochondries granuleuses, suivant les procédés classiques. Plus tard, ces amyloplastides deviennent des chloroplastides typiques qui coexisteront avec des éléments mitochondriaux inactifs.

Les mêmes phénomènes s'accomplissent dans les écailles qui entourent le jeune bourgeon ; il en est de même dans le corps principal de la tige, mais l'évolution du chondriome est ici plus difficile à suivre.

Dans les éléments vasculaires, l'amidon est résorbé et les amyloplastides, qui lui donnaient naissance, se sont très allongées pour former le peloton de filaments enchevêtrés, caractéristique des tissus stèliques des Cryptogames vasculaires. On retrouve toujours les mitochondries inactives, mais leur distinction n'est plus possible. Elles ne paraissent cependant pas, comme les amyloplastides, subir de transformations aussi profondes.

En résumé, nous avons vu dans la tige des Equisétinées, ce que nous avons déjà constaté dans les Fougères : un chondriome composé de mitochondries prédestinées à évoluer en chloroplastides et des mitochondries n'ayant pas de rôle apparent. Ces deux catégories d'éléments sont quelquefois impossibles à distinguer ; dans d'autres cas, on peut les distinguer par leurs dimensions et leur degré de chromaticité.

La *feuille*, étant issue de la tige, il est à présumer

qu'elle possède la même structure cytologique que l'organe qui lui a donné naissance. L'étude confirme cette supposition. Dans les cellules du méristème, la distinction entre plastides et mitochondries inactives est impossible. Dans les cellules plus évoluées il y a active élaboration d'amidon, mais la distinction des plastides des autres éléments du chondriome reste toujours très malaisée.

III. Étude cytologique du sporange des equisetum. — Les sporanges d'*Equisetum* sont situés sur le pourtour

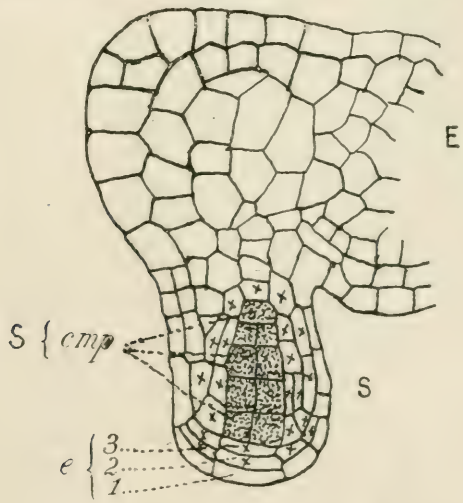


Fig. 11. — Coupe d'une jeune feuille sporifère d'*Equisetum arvense*.

E, limbe en écusson. — S, jeune sporange. — *e*, cellules épidermiques qui se sont divisées en trois assises 1, 2 et 3 ; les cellules marquées d'une croix forment les assises nourricières. — *cmp*, cellules mères primordiales des spores formées par une cellule sous-épidermique S. (Grossi 200 fois) (d'après Bonnier et Leclerc du Sablon).

de feuilles modifiées en forme d'écusson. A la face inférieure de ces écussons, se forme un renflement constitué par un groupe de cellules qui est l'ébauche du futur sporange. Les cellules épidermiques se divisent de façon à former trois assises, dont la plus externe constituera la

paroi du sporange adulte, tandis que les autres formeront les assises nourricières entourant les cellules dont l'évolution aboutira à la formation des spores (fig. 11).

Si nous considérons que le sporange naît très près du méristème aux dépens de feuilles encore embryonnaires qui se modifient, nous comprendrons qu'il possède nécessairement la même structure que le méristème dont il dérive et nous pourrons concevoir que le chondriome de ces cellules doit se rapprocher beaucoup de celui du méristème foliaire que nous avons déjà étudié. En effet, une coupe à travers un très jeune sporange d'*Equisetum limosum*, de deux à trois millimètres de longueur, montre dans les tous premiers stades un tissu entièrement constitué par du méristème, dont le cytoplasme présente un chondriome identique à celui que l'on met en évidence dans un méristème de Phanérogame. Ce sont donc des chondriocontes, parfois très allongés, des bâtonnets et des mitochondries granuleuses. En examinant les cellules de ce jeune sporange en allant du centre à la périphérie de l'écusson, on constate, que, peu à peu, un certain nombre de mitochondries deviennent plus chromophiles, s'allongent un peu et s'épaississent. Puis il se forme au bout ou sur le trajet de ces organites, des renflements qui leur donnent un aspect de fuseaux ou d'haltère ; ces renflements grossissent, finissent par s'isoler et évoluer séparément en chloroplastes typiques. Mais ces chloroplastes, pourtant bien constitués, sont toujours petits, et conservent leur forme allongée qui trahit leur origine mitochondriale. Nous avons dit tout à l'heure, que toutes les mitochondries ne se transforment pas. Une partie d'entre elles paraissent en effet rester inactives. Ces mitochondries inactives peuvent dès lors facilement être distinguées

des plastes, mais cette distinction ne pouvait être faite dans les cellules où les plastides ne s'étaient pas encore différenciés des autres mitochondries.

Au bout d'un certain temps se formeront les cellules mères primordiales des spores (Pl. IX, fig. 2 et 5).

Dans les cellules mères primordiales des spores, on observe de très beaux chondriocontes, des bâtonnets de toutes les tailles et des mitochondries granuleuses. Mais il n'est pas encore possible de constater des différences d'épaisseur ou de chromacité parmi les éléments de ce chondriome qui paraît encore absolument homogène (Pl. IX, fig. 4).

Le même chondriome s'observe dans le protoplasme des assises nourricières et de la future assise mécanique.

Nous constatons, ici déjà, une différence cytologique notable entre l'évolution du sporange des Fougères et celui des Equisétinées. Chez les Fougères, la future assise mécanique, renferme déjà au stade cellules mères primordiales des chloroplastes qui existent jusqu'à la maturation du sporange ; ces chloroplastes chez les Fougères sont ceux qui ont été transmis par le très jeune sporange, lequel en contenait dans toutes ses cellules. De plus chez les Fougères, cette assise cellulaire contient des vacuoles gorgées de composés phénoliques qui manquent totalement au stade correspondant d'*Equisetum*. Ce composé phénolique ne semble envahir jusqu'à présent que les assises cellulaires les plus externes de l'écusson. A la fin de l'évolution des cellules mères primordiales, les éléments du chondriome de ces cellules ont une tendance à se segmenter. Cette modification ne paraît porter surtout que sur les longs chondriocontes.

Bientôt les cellules mères sont constituées. Au début

de leur formation, elles présentent le chondriome hérité des cellules mères primordiales, mais bientôt, à la fin de ce stade, la segmentation des chondriocontes s'accuse de plus en plus, de sorte que le cytoplasme de la cellule mère ne renferme plus que des bâtonnets et des mitochondries granuleuses (Pl. X, fig. 2). Examinées à un fort grossissement (Pl. X, fig. 3), les cellules mères permettent la distinction des plastides et des mitochondries inactives d'après leurs caractères habituels. Certaines mitochondries commencent à élaborer des grains d'amidon et sont des petits plastides.

En même temps que les cellules mères se forment, les vacuoles semblent se rétrécir pour ne laisser finalement à leur place qu'un corpuscule coloré en noir, par l'hématoxyline et entouré d'une auréole claire (Pl. X, fig. 25)[1].

Ces vacuoles, qui ont des formes pseudo-mitochondriales sont surtout disposées autour du noyau qui se trouve très souvent au stade spirème. Elles paraissent à ce moment très contractées. Il est difficile de savoir si ces petites vacuoles contenant ce corps coloré, résultent vraiment de la contraction des vacuoles préexistentes, ou si elles sont des néoformations.

La spore définitivement formée est ronde : elle contient des chloroplastes visibles à l'examen vital. Son chondriome fixé est constitué par des organites lenticulaires, arqués, arrondis, allongés, montrant des formes de division (Pl. X, fig. 6, 7 et 8). Certains de ces éléments ont

1. Dans les cas extrêmement rares, l'auréole hyaline entourant ses formes vacuolaires pseudo-mitochondriales manque. La différence très grande de dimension qui existe entre elles et les mitochondries permet cependant de les distinguer avec précision des mitochondries qui sont en effet toujours beaucoup plus petites.

déjà élaboré un grain d'amidon visible et sont relativement très gros. Il est fort probable que ce sont là les chloroplastes quel'on avait déjà décrits dans la spore des Equisétinées. Ces chloroplastes résulteraient de la croissance des mitochondries prédestinées à cette fonction, que nous avions déjà constatées dans les cellules mères. Dans la spore mûre coexistent, à côté des plastes, des éléments mitochondriaux plus petits en forme de bâtonnets et de grains ; ce sont les mitochondries inactives. Ces dernières ne peuvent être mises en évidence que difficilement, car la différenciation du cytoplasme de la spore par l'alun de fer n'est pas facile à obtenir et échoue souvent.

En résumé, l'étude cytologique de la formation du sporange nous révèle la coexistence dans le protoplasme de deux catégories de mitochondries constituant le chondriome : les mitochondries destinées à évoluer en chloroplastes et les mitochondries que nous avons toujours appelées inactives, vu que l'on ignore encore leur rôle précis. Il n'est pas toujours possible de faire la distinction entre ces deux sortes d'organites. En résumé l'étude cytologique de l'évolution du sporange des Equisétinées nous révèle :

1° *Dans l'écusson : a*), une partie externe, dans les cellules de laquelle on peut suivre toute la genèse des chloroplastes, qui coexistent à côté de mitochondries inactives.

b) Une partie interne destinée à évoluer en sporange, dans les éléments cellulaires de laquelle on rencontre un chondriome de valeur tout à fait homogène.

2° *Dans les cellules mères primordiales* : le chondriome parait être tout à fait homogène, aucune distinction n'étant possible entre les chondriocontes, les bâtonnets et les grains qui le constituent.

3° *Dans les cellules mères* : sectionnement des éléments mitochondriaux en bâtonnets et en grains. Les futurs plastes sont plus gros et plus chromophiles que les mitochondries qui resteront inactives. Le système vacuolaire se transforme corrélativement.

4° *Dans la spore :* les mitochondries prédestinées à devenir des plastes sont devenues des chloroplastes typiques qui coexistent avec les mitochondries inactives, sous forme de bâtonnets et de grains.

III. — ÉTUDE CYTOLOGIQUE DES LYCOPODINÉES (PL. VII).

Les objets d'étude nous ont été fournis par deux espèces du genre *Selaginella*, *S. emelliana* et *S. Watsoniana*, qu'il est facile de se procurer chez les fleuristes.

Les divers organes intéressants au point de vue cytologique ont été séparés de la plante par scission et fixés au liquide chromo-formolé de Regaud, qui nous a, encore dans ce cas, donné les meilleurs résultats. Nous avons également essayé des fixations au formol et au liquide de Flemming. Ces dernières méthodes ne nous ont pas donné de résultats très favorables et se sont toujours montrées inférieures à la méthode de Regaud. La fixation au formol rend, après coloration à l'hématoxyline ferrique, la différenciation à l'alun de fer très difficile, très irrégulière et, par conséquent, peu nette. L'acide osmique de la méthode de fixation de Flemming ne pénètre pas toujours assez rapidement dans les cellules pour conserver fidèlement le protoplasme. Cette dernière méthode nous a cependant rendu quelques services, car elle permet de séparer les divers éléments figurés du cytoplasme.

L'étude cytologique systématique des Sélaginelles est,

du fait qu'une bonne fixation est relativement difficile à obtenir, déjà malaisée. A cette difficulté, s'ajoute celle de la structure même de ces Végétaux, car les cellules des points végétatifs sont très petites et possèdent de nombreuses et très petites vacuoles à contenu colorable par la méthode de Régaud qui compliquent beaucoup l'interprétation. Il nous a paru que, pour faire une bonne étude de ces Selaginelles, il fallait avant tout pratiquer des coupes aussi fines que possible.

Le méristème d'un point végétatif d'une *tige* aérienne (Pl. VII, fig. 11) se présente comme un tissu, à contours terminal en forme de calotte, composé de cellules très petites. Ces éléments cellulaires fixent avec énergie l'hématoxyline ferrique. Dans le cytoplasme se distingue un noyau de grande taille, occupant presque tout le volume de la cellule ; il est pourvu de nucléoles en nombre variable. Sur une partie de sa périphérie, on observe un corps noir, d'assez grosse taille, ayant la forme d'un croissant. C'est là le chloroplaste unique, qui se trouve dans chaque cellule du méristème, qui a été bien décrit récemment par Dangeard, et qui était déjà connu depuis les travaux de Sapehin. Ce chloroplaste reste étroitement accolé au noyau. Dans les cellules un peu plus âgées, il s'étire un peu, prend la forme d'haltère et se divise. Il est facile d'observer les stades de cette division. C'est par ce procédé que la cellule mère le transmet à la cellule fille, lors de la caryocinèse. Au fur et à mesure que le tissu vieillit, le nombre des plastides augmente proportionnellement, par suite de divisions répétées du plastide primitivement unique, en se maintenant entre six et huit par cellule. En même temps, les plastides perdent leur forme semi-lunaire ou de croissant, grossissent considérablement et

s'arrondissent, pour devenir des chloroplastes typiques (Pl. VII, fig. 12). Les cellules grandissent également et prennent les dimensions et l'aspect ordinaires.

A côté du chloroplaste unique des cellules du méristème qui représente ici à lui seul les nombreux plastides que nous avons rencontrés dans les méristèmes des autres Cryptogames vasculaires, existent encore des mitochondries granuleuses. C'est sous cette forme exclusivement granuleuse que les mitochondries inactives se présentent dans le méristème de la tige. Il est ici fort difficile, sinon impossible, de distinguer ces mitochondries granuleuses du système vacuolaire. Celui-ci est en effet constitué par un très grand nombre de très petites vacuoles, renfermant à leur intérieur un petit corpuscule colorable comme les mitochondries et de la même dimension que ces dernières. Comme les cellules sont très petites et que la partie hyaline de la vacuole n'est pas très apparente ou même parfois absente, il est presque impossible de les distinguer des mitochondries granuleuses. Au contraire, dans les tissus plus différenciés, la distinction entre les vacuoles et les mitochondries devient très facile. Pendant cette évolution, certains éléments mitochondriaux se sont allongés (Pl. VII, fig. 12) pour prendre la forme de bâtonnets, coexistant à côté des chloroplastes. La chromaticité paraît être la même pour les mitochondries inactives et les plastides. A ce stade, les vacuoles contiennent un précipité sous forme de corpuscules arrondis, très abondants, jaunis par le bichromate de la méthode de Regaud. La substance contenue dans les jeunes vacuoles des cellules des méristèmes paraît donc s'être transformée en composé phénolique. Les vacuoles maintenant très grosses, ont leur

aspect typique et ne peuvent plus en aucune manière être confondues avec les mitochondries.

Dans l'étude de la tige des Sélaginelles, nous sommes donc encore une fois en présence de deux éléments mitochondriaux très distincts : les chloroplastes et les mitochondries inactives dans la fonction chlorophyllienne et dont nous ignorons encore la fonction réelle.

L'étude cytologique des Sélaginelles est surtout favorable dans le *tubercule foliaire*, petit organe qui accompagne chaque feuille. Les cellules qui le composent sont un peu plus volumineuses et leur cytoplasme plus facile à bien fixer. Leur chondriome s'observe avec une netteté parfaite.

Dans les cellules aux dépens desquelles le tubercule foliaire s'édifie, on remarque un chloroplaste unique, comme dans le méristème de la tige. Cet organite affecte ici des dimensions plus grandes et prend souvent la forme de filament allongé, très épais, quelquefois moniliforme, coiffant plus ou moins complètement l'un des pôles du noyau. A côté de cet organite, existent des chondriocontes, fins et flexueux, assez allongés, des bâtonnets et des mitochondries granuleuses (Pl. VII, fig. 8 à 10). On a l'impression qu'il s'est produit dans ces cellules un allongement de la majorité de ces éléments mitochondriaux qui se trouvaient tous dans le méristème de la tige exclusivement sous forme de grains. En traitant les préparations par l'éosine, ces mitochondries se détachent en noir sur le cytoplasme coloré en rose, et d'aspect homogène. Il n'est pas difficile de se rendre compte que les chondriocontes sont des éléments figurés du cytoplasme, l'éosine permettant d'observer le substratum protoplasmique, dans lequel ils sont placés. Il n'est donc

pas possible de prendre ces éléments pour des fibrilles protoplasmiques ainsi que l'a fait Dangeard. Le système vacuolaire de ces cellules contient des corpuscules arrondis colorés en noir par l'hématoxyline, comme dans le méristème de la tige.

Les premières assises cellulaires du tubercule foliaire possèdent le même chondriome que les cellules dont elles sont issues. On remarque cependant que les éléments mitochondriaux, en particulier les chondriocontes, sont devenus un peu plus épais et un peu plus rigides. En même temps, ils apparaissent un peu plus chromophiles. Dans les cellules de la pointe, les mitochondries paraissent être toutes granuleuses.

On observe dans toutes les cellules parenchymateuses du cylindre central, un unique chloroplaste très allongé, renflé au milieu de son trajet ou à ses deux extrémités. En s'allongeant, ce chloroplaste a perdu une partie de sa chromaticité. Un certain nombre de mitochondries inactives ont suivi cette transformation, et sont devenues de longs filaments. Il subsiste toujours cependant quelques mitochondries granuleuses.

Dans la *racine*, le même cycle évolutif que dans la tige paraît s'effectuer. Chaque cellule renferme d'abord un unique plaste et des mitochondries granuleuses. Ces éléments s'allongent dans le cylindre central.

L'évolution du *sporange* est caractérisée par la présence constante d'un unique plaste par cellule, qui persiste dans la spore (Pl. VII, fig. 13) ; ce plaste coiffe étroitement le noyau, alors qu'un certain nombre de mitochondries granuleuses et de bâtonnets mitochondriaux sont dispersés dans le cytoplasme.

Nous avons déjà signalé, à plusieurs reprises, la pré-

sence abondante, dans les vacuoles d'un produit de nature inconnue. Ce produit qui a été assimilé par Dangeard à la métachromatine des Champignons, possède un pouvoir électif très marqué pour les colorants vitaux. Il paraît être normalement dans la vacuole à l'état de solution colloïdale et, sous l'influence des colorants vitaux et des fixateurs, se précipiter sous forme de corpuscules. La plupart des colorants vitaux (rouge neutre, bleu de Nil, de crésyl, de méthylène) font apparaître presque instantanément dans les vacuoles des cellules des méristèmes, cette substance sous forme de petits corpuscules. Ces corpuscules se colorent vitalement en bleu par les colorants bleu d'aniline, sans présenter aucune métachromasie. Après fixation, ces corpuscules prennent avec les mêmes colorants une teinte bleue pure, plus ou moins accentuée. On sait au contraire que la métachromatine, dans les mêmes conditions, se colore intensivement et d'une manière métachromatique ; sa nuance varie du violet au rouge. Ces corpuscules sont détruits par le liquide de Lenhossèk qui conserve parfaitement la métachromatine. Le produit des vacuoles des Sélaginelles n'offre donc aucun des caractères bien définis de la substance connue chez les Champignons, les Algues et les Bactéries sous le nom de métachromatine[1] et l'on est pas auto-

1. La métachromatine que Guilliermond a été l'un des premiers à caractériser dans les Levures (1901 et 1902), puis dans les Ascomycètes et qui a fait ensuite l'objet de recherches d'Arthur Meyer (1904), présente des caractères bien définis : elle apparaît dans les vacuoles sous forme de corpuscules (corpuscules métachromatiques) et se colore sur le vivant par la plupart des colorants vitaux. Avec les colorants bleus, elle prend une teinte rougeâtre. Les fixateurs qui la conservent le mieux sont l'alcool, le formol et le liquide de Lenhossèk. Elle prend ensuite avec les colorants bleus ou violets d'aniline et l'hématéine une couleur très intense et métachromatique variant du violet au rouge. L'hématoxyline ferrique ne la colore que d'une manière très inconstante et les méthodes mitochondriales ne la colorent jamais. Tout l'ensemble

risé comme l'a fait Dangeard, à désigner sous le nom de *corpuscules métachromatiques*, les granulations qui résultent de la précipitation de cette substance dans les vacuoles des Sélaginelles. Cette substance qui présente les caractères de celle que nous avons déjà signalée dans les vacuoles des cellules stèliques des Fougères et dans les cellules mères des spores des Équisétacées nous paraît au contraire correspondre à celle qui a été mise en évidence par Guilliermond dans les vacuoles d'un certain nombre de plantes, notamment dans la racine d'Orge et qui a été aussi assimilée, à tort, par Dangeard à la métachromatine. Enfin ce composé se colore après fixation par les méthodes mitochondriales, comme les mitochondries, ce qui est un autre caractère le distinguant de la métachromatine. Il se trouve toujours localisé dans les vacuoles, et apparaît, après coloration vitale, ou sur coupes fixées et colorées, sous forme de corpuscules intravacuolaires. Dans les méristèmes de la tige et de la racine, il est difficile de distinguer ces granulations intravacuolaires des mitochondries, en raison de leur coloration identique et de la petitesse des vacuoles. Ce composé qui n'offre pas les caractères des composés phénoliques est remplacé plus tard dans les vacuoles par des composés phénoliques bien caractérisés, qui prennent une teinte jaune avec le bichromate de K. Il est donc possible qu'il se transforme

de ces caractères histo-chimiques l'éloignent donc de la substance que nous avons mis en évidence dans les Cryptogames vasculaires. D'après Arthur Meyer et quelques autres auteurs, la métachromatine serait une combinaison d'acide nucléique. Les travaux de Guilliermond semblent démontrer qu'elle joue le rôle de produit de réserve.

Les recherches de Dangeard, confirmées ensuite par Guilliermond, ont montré que la métachromatine, comme la substance que nous venons de décrire dans les Sélaginelles, se trouve normalement dans les vacuoles sous forme de solution colloïdale et que les corpuscules métachromatiques résultent de la précipitation sous l'influence des colorants vitaux ou des fixateurs.

en composé phénolique, au cours de l'évolution de la plante, mais il ne nous a pas été possible de préciser davantage sa nature et son évolution dans les vacuoles.

Enfin, à côté des mitochondries, des plastides et des granulations des vacuoles, on rencontre en outre, dans le cytoplasme des Sélaginelles de petits granules qui ont été décrits par Dangeard, sous le nom de *microsomes*. Ces microsomes, très peu nombreux, brunissent par l'acide osmique ce qui permet de les distinguer facilement des mitochondries. A l'examen vital, ils apparaissent beaucoup plus réfringents que les mitochondries très difficilement observables et sont entraînés plus rapidement que ces dernières par les courants protoplasmiques. Dans les préparations par la méthode de Küll, on retrouve parfois, mais rarement[1], les microsomes brunis par l'acide osmique existant à côté des mitochondries granuleuses, colorées en rouge par la fuchsine. Il s'agit donc là, selon toutes les apparences, de globules graisseux ou lipoïdes que l'on ne peut confondre avec les mitochondries. Ces microsomes n'ont jamais été décrits sous le nom de mitochondries et ont toujours été séparés du chondriome, contrairement à ce que soutient Dangeard, Maximov, Guilliermond et Meves les ont distingués dans les Végétaux et Fauré-Frémiet dans un Protozoaire, le *Loxodes rostrum*.

En résumé, il existe donc dans les Sélaginelles, comme chez les autres Cryptogames vasculaires, un chondriome composé de plastes, dont un seul persiste pendant tout le cycle évolutif, dans tous les points végétatifs de la

1. Cela paraît s'expliquer par le fait qu'ils se dissolvent dans le xylol ou se décolorent dans le baume de Canada.

plante. En dehors de ce plaste, se trouvent toujours des mitochondries, affectant à la fois les formes de chondriocontes, de bâtonnets et de grains ou seulement de grains, suivant l'organe considéré — et indépendamment du plaste et parallèlement à lui — ces mitochondries se détachant très nettement du cytoplasme qui paraît homogène. Le cytoplasme contient en outre des grains de nature graisseuse ou lipoïde que l'on ne peut pas confondre avec des mitochondries, si l'on considère leurs propriétés physiques et chimiques. Les vacuoles des méristèmes renferment une substance chromatique de nature inconnue, qui n'a aucune relation avec la métachromatine. Ces vacuoles sont extrêmement petites dans le méristème de la tige aérienne, et la substance qu'elles renferment se précipite à leur intérieur sous l'influence des fixateurs sous forme de petits corpuscules qui se colorent comme les mitochondries et ont à peu près les mêmes dimensions que ces dernières. Ce système vacuolaire évolue en dehors des mitochondries et n'a rien de commun avec le chondriome, il se présente bien vite d'ailleurs sous forme de grosses vacuoles typiques qui ne peuvent être confondues avec les mitochondries.

L'étude des Sélaginelles est particulièrement intéressante, parce qu'elle démontre, avec une précision qu'on ne peut pas obtenir dans aucun des autres groupes, la dualité des éléments du chondriome, puisque les plastides sont représentés dans les stades jeunes, par un seul organite. De plus, les Sélaginelles ont été étudiées par Dangeard, qui s'en est servi pour donner une interprétation tout à fait différente de la nôtre. Dangeard s'est efforcé de nier l'existence des mitochondries inactives

qu'il attribue à de jeunes vacuoles remplies d'un contenu chromatique, à des granulations graisseuses (microsomes ou à des fibrilles protoplasmiques. Nos recherches ne peuvent confirmer l'opinion de Dangeard. Les mitochondries inactives, ne correspondent ni aux vacuoles, ni aux microsomes de Dangeard, ni à des fibrilles protoplasmiques. Ce ne sont pas des vacuoles, parce que les petites vacuoles, qui dans les cellules du méristème peuvent évidemment être confondues avec des mitochondries, se transforment très rapidement en grosses vacuoles typiques, tandis que les mitochondries inactives persistent dans le cytoplasme. Ce ne sont pas non plus des microsomes, puisque ceux-ci ne se colorent pas par la méthode de Regaud. Ces mitochondries inactives, d'ailleurs, prennent à un certain stade, la forme de chondriocontes, ce qui est incompatible avec la nature des microsomes. Enfin ces chondriocontes ne peuvent être confondus avec les fibrilles protoplasmiques et l'interprétation qu'en donne Dangeard, montre seulement qu'il a eu sous les yeux des préparations insuffisamment différenciées. Quand au plastide unique des cellules du méristème, on peut l'interpréter comme une mitochondrie spéciale, mais nous réservons la discussion de cette question pour le chapitre des conclusions générales.

On voit donc que Dangeard a confondu les microsomes, très visibles sur le vivant, mais qui ne se colorent pas par les mitochondriales, avec les mitochondries granuleuses très difficilement visibles sur le vivant, mais électivement colorables par les méthodes mitochondriales. Il a également confondu les jeunes vacuoles des méristèmes avec les mitochondries inactives et les chondriocontes avec des fibrilles protoplasmiques.

On s'explique facilement ces confusions, car l'objet était très mal choisi pour construire une nouvelle théorie sur la structure cellulaire, vu la difficulté extrême que l'on éprouve à distinguer dans les méristèmes, les jeunes vacuoles des mitochondries, et n'est favorable que pour la démonstration de l'indépendance des plastides et des mitochondries inactives.

CHAPITRE III

RÉSUMÉ, INTERPRÉTATION DES FAITS ET CONCLUSIONS

I. — RÉSUMÉ DES RÉSULTATS

Après l'exposé des recherches que nous avons faites, il est bon de résumer en quelques lignes les principaux résultats qui s'en dégagent.

Nous avons étudié des types pris chez les trois sous-embranchements qui constituent le groupe des Cryptogames vasculaires : pour les Filicinées :

Athyrium Filix-femina, *Roth* et *Aspidium Filix mas Sw.*, *Scolopendrium officinale*, *Sw.*, *Asplenium Ruta muraria*, *L*,. *Pteris aquilina*, *L.*, *Adiantum capillus Veneris L.*

Pour les *Lycopodinées : Selaginella emelliana* et *S. Watsionana*.

Pour les *Equisetinées : Equisetum arvense* et *limosum*.

A) Le chondriome. — 1° *Filicinées*. — Au cours de l'évolution de l'anthéridie, on constate dans la cellule qui doit donner naissance à cet organe de petits chloroplastes et des mitochondries inactives [1], sous formes de

1. Le terme « inactif » n'est pas à prendre ici au sens strict du mot. Il signifie « inactif » dans la fonction chlorophyllienne, car ces mitochondries jouent certainement un rôle très important dans le cytoplasme, mais qui nous échappe encore. Il est vraisemblable qu'elles jouent aussi un rôle dans certaines élaborations, rôle que nos moyens d'investigations ne nous permettent pas de mettre en évidence.

bâtonnets et de grains. Peu à peu, les chloroplastes résorbent leur amidon et l'écorce mitochondriale se régénère ; ils prennent alors la forme de fuseaux, puis de filaments. Dans les cellules mères primordiales des anthérozoïdes, on observe des chondriocontes, des bâtonnets et des grains. Les premiers doivent être considérés comme représentant les anciens chloroplastes et les autres, les mitochondries inactives. Dans les cellules mères, on assiste à un sectionnement des éléments mitochondriaux qui ne se présentent à ce stade que sous forme de bâtonnets très courts et de grains parmi lesquels, il est impossible de distinguer ceux qui proviennent des anciens chloroplastes de ceux qui dérivent des autres mitochondries. Dans l'anthérozoïde mûr, les mitochondries sont toutes granuleuses et paraissent appartenir toutes à la catégorie des mitochondries inactives, alors que dans la vésicule, on voit des mitochondries granuleuses élaborant de minuscules grains d'amidon et qui représentent les anciens chloroplastes. On sait que cette vésicule dégénère ensuite, de telle sorte qu'il ne semble pas exister de plastides dans l'anthérozoïde, au moment de la fécondation.

Pendant l'évolution de l'archégone, qui dérive de cellules semblables à celles qui donnent naissance à l'anthéridie, on constate des transformations analogues : résorption de l'amidon et de la chlorophylle des chloroplastes, transformation des chloroplastes en chondriocontes, puis tronçonnement de ces derniers en mitochondries granuleuses. L'oosphère mûre est caractérisée par un chondriome composé de bâtonnets et de grains. A ce stade, il est impossible de faire la part des éléments mitochondriaux qui proviennent des anciens chloroplastes et

des autres mitochondries. Aussitôt après la fécondation, on assiste dans l'oosphère à l'élaboration d'amidon par les éléments mitochondriaux prédestinés à cette fonction. Ces derniers éléments évolueront plus tard dans les organes verts, en chloroplastes. Partout où la distinction entre plastides et mitochondries inactives est possible, il y a toujours une différence dans la taille ou dans le degré de chromaticité entre ces deux catégories d'éléments.

La cellule apicale de la racine est caractérisée par un chondriome composé de mitochondries sous forme de courts chondriocontes, de bâtonnets et de grains. Une partie de ces éléments sont plus chromatiques et de tailles légèrement plus grosses que les autres : ils élaborent de l'amidon, ce sont donc des plastides. Les autres éléments constituent les mitochondries inactives. Dans les cellules du parenchyme cortical et dans la coiffe, les plastides deviennent des chondriocontes typiques, mais assez épais, qui sont le siège d'une abondante production d'amidon. En même temps, une partie des mitochondries inactives s'allongent en conservant une chromaticité moindre et des dimensions légèrement plus petites que les jeunes plastides. Dans le cylindre central, les plastides résorbent leur amidon et s'allongent très considérablement. Ils sont mélangés à des chondriocontes plus courts, ainsi qu'à des bâtonnets et à des grains représentant les mitochondries inactives.

Le chondriome de la cellule apicale de la tige présente les mêmes caractères que celui la cellule initiale de la racine. Les chondriocontes paraissent cependant absents et on ne trouve guère que des mitochondries granuleuses ou en forme de courts bâtonnets. Dans le parenchyme cortical, les plastides restent tels qu'on les a vus

dans la cellule apicale et élaborent des grains d'amidon simples, alors que les autres mitochondries deviennent des chondriocontes. Quelques-unes cependant restent à l'état de grains. Dans le cylindre central, on assiste à un allongement considérable des jeunes plastides qui prennent la forme de longs chondriocontes, en même temps que leur amidon se résorbe. A côté de ces longs filaments, existent des mitochondries inactives sous forme de chondriocontes plus courts, de bâtonnets et de grains. Dans le parenchyme stélique qui accompagne les faisceaux, le chondriome est tout à fait semblable à celui que l'on observe dans le parenchyme cortical de la racine.

Dans les cellules les plus jeunes de la feuille, on observe un chondriome composé de bâtonnets et de grains paraissant constituer une unité morphologique parfaitement homogène, mais bientôt certains de ces éléments s'allongent, grossissent et deviennent vésiculeux. Ce sont là les jeunes chloroplastes qui évolueront ensuite au fur et à mesure que les cellules se différencieront. On remarque à côté des chloroplastes bien constitués, la présence de mitochondries inactives sous leurs formes habituelles.

Le cytoplasme du très jeune sporange est caractérisé par la présence de petits chloroplastes. Ces organites présentent à leur origine la forme mitochondriale typique, ainsi que nous le montre l'étude de la feuille. A côté d'eux existent des chondriocontes, des bâtonnets et des grains qui représentent les mitochondries inactives. Dans les cellules périphériques, les chloroplastes persistent tels qu'ils étaient. Au contraire dans la cellule centrale et dans les cellules mères primordiales, les chloroplastes résorbent leur amidon, perdent leur chlorophylle

et se transforment en chondriocontes typiques. On observe très bien à ce stade à côté d'eux, les mitochondries inactives qui présentent les mêmes formes, mais se distinguent des anciens chloroplastes par une chromaticité moindre et des dimensions un peu plus petites. Au cours de l'évolution des cellules mères, le chondriome subit un sectionnement général de ses éléments lequel ne frappe d'abord que les cellules mères et plus tard seulement, à la fin du stade, les assises nourricières. Ces deux catégories d'éléments mitochondriaux sont encore nettement visibles et reconnaissables à leurs caractères habituels. Par contre, il est impossible de les reconnaître dans les très jeunes spores. Ce n'est que, lorsque celles-ci sont définitivement constituées, que le chondriome se dédouble de nouveau en plastides destinés à se transformer en chloroplastes et en mitochondries qui resteront inactives. Lorsque la spore germe, les chloroplastes sont de nouveau bien constitués et les mitochondries inactives subsistent sous leurs formes de bâtonnets et de grains.

2° *Equisétinées.* — Le chondriome de la cellule apicale de la racine des *Equisetum* est constitué par de courts chondriocontes, des bâtonnets et des grains. Certains d'entre eux élaborent de l'amidon. On peut les distinguer, bien que très difficilement, des mitochondries inactives qui sont un peu plus petites. Dans le parenchyme cortical, les deux catégories d'éléments sont très nettement visibles. Toutes les mitochondries se sont allongées et celles qui n'élaborent pas d'amidon ont perdu beaucoup de leur chromaticité, alors que les plastides restent colorés en noir foncé. Dans la partie la plus externe du parenchyme cortical, les plastides sont devenus de

gros amyloplastes coexistant avec les mitochondries inactives qui à ce moment sont aussi chromatiques que les plastides. L'évolution du chondriome dans les cellules du cylindre central est la même que celle observée dans la racine des Fougères.

Le chondriome de la tige des Equisétacées s'observe avec beaucoup de précision dans les bourgeons latéraux. Les cellules d'une très jeune tige, possèdent un chondriome formé de bâtonnets et de grains constituant un ensemble qui paraît absolument homogène. Bientôt certains de ces éléments élaborent des grains d'amidon. Dans la cellule apicale, on voit parfois des chondriocontes, des bâtonnets et des grains. Ces derniers sont alors un peu plus chromophiles que les chondriocontes. Il est permis d'affirmer qu'ils représentent les futurs chloroplastides. Dans les autres tissus, on assiste à une élaboration d'amidon selon le processus classique. Les plastides coexistent toujours avec des mitochondries inactives. Les cellules vasculaires possèdent le même chondriome que celui que l'on a décrit dans les Fougères. La feuille issue de la tige offre la même structure cytoplasmique que l'organe qui lui a donné naissance, mais la distinction nette entre les plastides et les mitochondries inactives paraît impossible. Dans l'écusson du sporange d'*Equisetum*, on peut suivre pas à pas la genèse des chloroplastes aux dépens de mitochondries mêlées à d'autres qui restent étrangères à ce phénomène. La partie du tissu destinée à évoluer en sporange conserve un chondriome sous forme de chondriocontes, de bâtonnets et de grains paraissant être de même valeur. Ce n'est que dans les cellules mères que les futurs plastides commencent à se différencier et à se distinguer des mitochondries inactives par leur taille et leur

chromaticité plus accusées. A ce stade, tous les éléments du chondriome se sont sectionnés en bâtonnets et en grains. Au cours de la formation de la spore, les éléments mitochondriaux s'allongent ; les plus gros deviennent des chloroplastes et les autres restent inactifs.

3° *Lycopodinées.* — On constate dans chaque cellule du méristème de la tige un seul petit chloroplaste en forme de croissant appliqué sur le noyau. Au fur et à mesure que la cellule vieillit, celui-ci se divise en plusieurs chloroplastes arrondis. Ce chloroplaste unique représente ici les nombreux plastides en forme de chondriocontes et des bâtonnets que l'on observe dans les autres Cryptogames vasculaires. Il existe, en dehors de ce plaste, des mitochondries granuleuses, susceptibles de se transformer en bâtonnets et en chondriocontes plus ou moins longs dans les cellules différenciées. On retrouve donc ici, comme dans les Fougères et les Equisétacées, deux catégories d'éléments mitochondriaux. Dans les cellules formant la base des tubercules foliaires et les assises supérieures, on peut voir des chondriocontes, des bâtonnets et des grains. Les cellules de la pointe ne paraissent contenir que des mitochondries granuleuses. On observe dans les éléments parenchymateux du cylindre central un plaste très allongé accompagné de mitochondries granuleuses et de chondriocontes. Dans les cellules de la racine, le même cycle paraît se poursuivre (un plaste par cellule accompagné de mitochondries granuleuses, division de ce plaste en plusieurs plastes et allongement des mitochondries inactives en chondriocontes. L'évolution du sporange est caractérisée par la présence constante d'un seul plaste qui persiste, même dans la spore, à côté de mitochondries en forme de grains et de courts bâtonnets.

B) Système vacuolaire. — Dans la cellule apicale de la racine des Fougères étudiées, les vacuoles sont très grosses et paraissent vides de contenu. Au contraire, il est curieux de constater que dans les cellules du méristème qui dérivent de sa division, les vacuoles sont très petites et très nombreuses ; elles offrent parfois des formes vaguement pseudo-mitochondriales. Dans la coiffe et le parenchyme cortical, celles-ci sont ovoïdes, ou rondes, très rarement filamenteuses, remplies de composés phénoliques : elles évoluent rapidement, en se gonflant et en se fusionnant, en grosses vacuoles typiques. Au contraire dans le cylindre central, ces vacuoles ne renferment d'abord pas de composés phénoliques, mais une substance de nature inconnue qui se colore en noir par l'hématoxyline ferrique. Elles évoluent dans ce tissu très lentement et offrent fréquemment des formes pseudo-mitochondriales. Elles conservent pendant longtemps, au moins dans certaines cellules, la forme de longs filaments colorés, entourés d'une zone hyaline, due à la contraction sous l'influence du fixateur de la substance contenue dans leur intérieur : puis à la substance colorable par l'hématoxyline, se substituent des composés phénoliques qui n'existe pas primitivement.

Dans le méristème et dans le cylindre central de la feuille, les vacuoles présentent toujours au début des formes nettement pseudo-mitochondriales : elles sont remplies de composés phénoliques.

Dans l'oosphère, on trouve au début du développement, de grosses vacuoles renfermant des précipités de composés phénoliques. Ceux-ci disparaissent peu à peu, puis les vacuoles diminuent de volume et paraissent se contracter. Finalement, elles semblent disparaître en laissant

à leur place un corpuscule coloré de forme vaguement mitochondriale, entouré d'une zone hyaline. Dans l'oosphère mûre, les vacuoles grossissent de nouveau et ne montrent plus de contenu colorable.

Chez les *Equisetum*, on observe des phénomènes de même ordre, particulièrement au cours de l'évolution du sporange. Les cellules mères sont généralement riches en vacuoles ayant des formes filamenteuses, ressemblant à des chondriocontes.

Chez les Sélaginelles, le système vacuolaire, déjà observé par Dangeard, est surtout caractérisé par la présence d'un composé de nature inconnue possédant sur le vivant un pouvoir électif pour la plupart des colorants vitaux et auquel les colorants bleus d'aniline donnent une teinte bleue pâle. Cette substance n'offre aucun des caractères histo-chimiques de la métachromatine des Champignons et l'on n'est pas autorisé à l'assimiler à cette substance, comme l'a fait Dangeard. Ce produit, qui paraît analogue à celui que nous avons trouvé dans le cylindre central de certaines Fougères et des *Equisetum*, semble se transformer en composés phénoliques. Avec les méthodes mitochondriales, ce produit apparaît dans les vacuoles sous forme de corpuscules très colorés. Dans les méristèmes de la tige et de la racine, il est difficile de distinguer ces corpuscules des mitochondries. Les vacuoles qui les renferment sont en effet minuscules et se colorent comme les mitochondries granuleuses.

L'existence de ces formes pseudo-mitochondriales explique que Guilliermond, dans l'étude des feuilles de Rosier, ait put admettre l'origine mitochondriale de l'anthocyane (opinion dont il est revenu depuis) et que Mirande ait adopté cette manière de voir pour la for-

mation des pigments anthocyaniques dans les Cryptogames vasculaires. Ces formes pseudo-mitochondriales diffèrent par leurs caractères histochimiques des mitochondries et n'ont aucune relation avec le chondriome.

C) Microsomes. — Nous avons encore mis en évidence dans le cytoplasme des Cryptogames vasculaires, notamment dans les Sélaginelles, la présence en plus ou moins grande abondance de petits granules sphériques qui, à l'examen vital, se distinguent des mitochondries par leur réfringence beaucoup plus forte. Ces granules se déplacent très rapidement dans les courants du cytoplasme. Ils correspondent aux microsomes de Dangeard. Ces granules brunissent par l'acide osmique ; ils ne sont sans doute autre chose que des globules graisseux ou lipoïdes. Dans des préparations faites par la méthode de Küll, on retrouve souvent ces microsomes colorés en brun par l'acide osmique, ce qui permet de les distinguer nettement des mitochondries colorées en rouge par la fuchsine.

En résumé, notre étude résout la question jusqu'ici très peu connue de l'origine et de l'évolution des plastides chez les Cryptogames vasculaires. Schimper n'avait abordé la question qu'un peu accidentellement et ses travaux étaient basés sur l'examen vital qui est très difficilement réalisable et n'apporte, par conséquent, que des résultats insuffisants d'autant plus qu'au cours de l'observation, les plastides et les mitochondries subissent des altérations importantes [1]. C'est ce qui explique

1. Ces altérations mises en évidence par les travaux de Guilliermond et qui consistent en un gonflement et une transformation en grosse vésicule à contenu aqueux, expliquent que les formes si caractéristiques de chondriocontes qu'affectent la plupart des plastides dans la racine, aient complètement échappé à Schimper.

d'ailleurs que Schimper n'a jamais vu les formes caractéristiques qu'affectent dans beaucoup de cas ces éléments. D'autre part les travaux de Pensa, Mottier et Sapehin n'ont fait qu'effleurer la question et les résultats qu'ils ont obtenus sur les Cryptogames vasculaires étaient absolument insuffisants et d'ailleurs contradictoires. Nos résultats démontrent que les plastides offrent les caractères morphologiques et histo-chimiques des mitochondries de la cellule animale et peuvent être regardés comme une variété de mitochondries qui, à un moment donné, prennent des formes plus grosses, par exemple, lorsqu'elles deviennent des chloroplastes. Ils sont en accord, à ce point de vue, avec les travaux qui ont été entrepris sur les Phanérogames. Nos recherches jointes à celles de Scherrer, Sapehin, Mottier et de Mangenot sur les Algues, démontrent en outre que les plastides conservent leur individualité au cours de tout le développement de ces Végétaux et qu'il existe à côté d'eux d'autres mitochondries qui, elles aussi, conservent leur individualité, mais ne jouent aucun rôle dans la photosynthèse. Ces dernières se distinguent des autres, parce qu'elles conservent toujours même dans les cellules adultes les petites dimensions qu'elles offrent dans les cellules embryonnaires. Elles sont très fréquemment à l'état de grains ou de courts bâtonnets, mais affectent dans certaines cellules l'aspect de chondriocontes typiques.

Il y a donc dans toutes les espèces que nous avons étudiées deux variétés, distinctes par leur origine et leur fonction, d'éléments répondant à la définition des mitochondries. Assez faciles à distinguer en général dans les Fougères surtout pendant la formation du sporange, ces deux variétés deviennent évidentes dans les Sélaginelles.

Si nous prenons en considération les travaux qui ont été faits sur les Phanérogames d'une part, et les Cryptogames cellulaires d'autre part, nous constatons que les Cryptogames vasculaires forment, au point de vue cytologique, un groupe intermédiaire, entre ces deux grands embranchements du règne végétal.

II. — INTERPRÉTATION DES FAITS ET CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Nos recherches contribuent à éclaircir la question si discutée actuellement de l'origine des plastides et de la structure de la cellule végétale. Il nous reste maintenant à discuter les diverses théories relatives à cette question et à essayer à l'aide des résultats de nos recherches de formuler une interprétation générale.

1° Le chondriome et l'origine des plastides. — Rappellons que quatre théories sont en présence relativement à l'origine des plastides :

A) La théorie de Pensa, Lewitsky, Forenbacher, Maximov, Wagner, Meves, Mirande, Cowdry, Alvarado et Guilliermond, dans ses premiers travaux. Elle exprime que les plastides résultent de la différenciation de mitochondries indifférenciées des cellules embryonnaires. Selon ces auteurs, il y aurait, dans l'œuf et les cellules embryonnaires, des mitochondries indifférenciées dont une partie subirait, peu à peu, une différenciation morphologique et deviendrait des plastides. L'autre partie subsisterait dans sa forme primitive et jouerait un rôle qui n'a pu être précisé jusqu'à présent.

B) La théorie de Rudolph, Scherrer, Arthur Meyer, Sapehin et Mottier. Elle admet que les mitochondries

et les plastides conservent leur individualité au cours du développement et que les plastides sont des organites tout à fait différents des mitochondries. Dans l'œuf et les cellules embryonnaires, ces deux catégories d'éléments se confondraient, parce qu'ils ont les mêmes formes et se colorent de la même manière par les méthodes mitochondriales.

C) La théorie de Dangeard. Elle soutient également que les plastides sont tout à fait différents des mitochondries, mais cet auteur donne encore une interprétation des mitochondries, tout à fait différente de celle qui a prévalu jusqu'ici. Pour Dangeard, les organites décrits jusqu'à présent dans les cellules végétales et animales, sous le nom de mitochondries, correspondent aux stades initiaux du système vacuolaire, lequel renferme une substance très condensée et très chromophile. Dangeard pense en outre que l'on a encore décrit sous le terme de mitochondries des granulations probablement de nature graisseuse qu'il a appelées des *microsomes*. Cet auteur prétend encore que le cytoplasme aurait une structure fibrillaire. Ces fibrilles auraient aussi été confondues avec des mitochondries. Cette théorie aboutit donc à la négation du chondriome.

D) La théorie récemment soutenue par Guilliermond, qui admet que le système vacuolaire et les microsomes décrits par Dangeard n'ont rien de commun avec les formations décrites dans la cellule animale sous le nom de mitochondries, et que le chondriome est au contraire représenté dans les Végétaux chlorophylliens par deux *variétés* distinctes de mitochondries qui conservent leur individualité au cours du développement et dont l'une représente les plastides. Cette dualité des mitochondries

serait, d'après Guilliermond, la condition de la photosynthèse.

A. *Théorie de Dangeard.* — Nous commencerons d'abord par discuter la théorie de Dangeard très différente de toutes les autres. Cette théorie n'est pas conciliable avec les faits observés au cours de nos recherches. En effet, il n'est pas difficile de constater que le système vacuolaire ne correspond pas au chondriome[1]. Si le système vacuolaire présente souvent dans les cellules embryonnaires des formes pseudo-mitochondriales, formes qui d'ailleurs ne rappellent parfois que très vaguement les mitochondries, ces formes sont faciles à séparer du chondriome. Les méthodes mitochondriales les fixent très mal et ne les colorent que d'une manière inconstante. Elles ne présentent donc pas les caractères histo-chimiques des mitochondries. Les formes juvéniles du système vacuolaire se colorent en effet instantanément par la plupart des colorants vitaux. Les mitochondries, au contraire, ne se colorent vitalement que très difficilement, très lentement, dans les phases qui précèdent la mort de la cellule et seulement par des colorants très spéciaux qui ne sont pas ceux que l'on emploie pour colorer les vacuoles. Enfin, les méthodes mitochondriales ne conservent en général que très mal le système vacuolaire et ne colorent les substances qu'il renferme que d'une manière très inconstante. Dans les cas où les formes pseudo-mitochondriales sont conservées et colorées par ces

1. Il nous faut enregistrer ici une note toute récente de Pierre Dangeard (*C. R. de l'Ac. des Sc.*, novembre 1920) ; l'auteur semble y reconnaître que le système vacuolaire, dont les éléments filamenteux primordiaux se transforment rapidement en grosses vacuoles, ne peut être confondu avec le chondriome qui persiste pendant tout le cycle évolutif.

méthodes, le contenu colorable de ces vacuoles est presque toujours contracté par le fixateur, de telle sorte qu'il apparaît, selon la forme ronde ou filamenteuse de la vacuole, sous forme d'un corpuscule ou d'un filament entouré d'une auréole claire ; cela fait qu'il est en général assez facile de distinguer les formes pseudo-mitochondriales des vacuoles des mitochondries dans les préparations traitées par les méthodes mitochondriales. Elles diffèrent donc, par leur évolution, du chondriome, qui, lui, persiste pendant toute la durée de vie de la cellule. Pour cela même, on n'éprouve que très rarement de la difficulté à distinguer le système vacuolaire du chondriome sur coupes traitées par les méthodes mitochondriales. De plus, les vacuoles très jeunes, à formes pseudo-mitochondriales, seules ont un contenu qui se colore par les méthodes mitochondriales ; mais dès que les vacuoles ont pris leur forme typique, ce qui arrive très rapidement, leur contenu ne fixe plus le colorant, sans doute parce qu'il est trop dilué, et il devient alors très facile de faire la part de ce qui est vacuole et de ce qui appartient au chondriome. Il n'y a que dans le cas où les cellules élaborent beaucoup de composés phénoliques, comme dans la coiffe des Fougères, que les vacuoles des cellules différenciées montrent un contenu à l'état de précipité, mais ce précipité apparaît alors, coloré en jaune par le bichromate de K, dans de grosses vacuoles, ce qui ne permet aucune confusion entre le système vacuolaire et le chondriome. Le système vacuolaire ne correspond donc nullement aux formations décrites sous le nom de chondriome dans la cellule animale et dans les Champignons ; nous nous en sommes nous-mêmes assurés, par l'examen de nombreuses préparations de diverses cellules animales et

de Champignons. Les formes pseudo-mitochondriales des vacuoles nous paraissent correspondre au contraire aux formations énigmatiques connues en cytologie animale sous le nom de canalicules de Holmgren et aussi, peut-être, en partie, à l'appareil réticulaire de Golgi.

Le chondriome, au contraire, est constitué par des éléments à contours très nets qui sont toujours situés dans le cytoplasme en dehors des vacuoles et qui se colorent d'une manière constante et intense. Ce chondriome correspond absolument, par ses caractères morphologiques et histo-chimiques, à celui qui a été décrit dans les cellules animales et dans les Champignons. Seulement, nos recherches démontrent que parmi ses éléments, il y a dans les méristèmes, en réalité deux catégories d'organites qui présentent les mêmes caractères morphologiques et histo-chimiques, mais diffèrent par leur fonction physiologique et leur origine : 1° les plastides et 2° des mitochondries dont la signification n'a pu être encore précisée et que nous désignons provisoirement sous le nom de mitochondries inactives. Ces deux catégories d'éléments ont le plus souvent les mêmes formes, mais les plastides peuvent prendre dans les cellules adultes des formes beaucoup plus volumineuses. Ces mitochondries inactives observées par tous les autres auteurs, n'ont pas été vues par Dangeard, parce qu'elles sont difficiles à distinguer sur le vivant, par suite de leur faible réfringence, et que Dangeard s'est presqu'exclusivement borné à des observations vitales. Dangeard n'a distingué sur le vivant que des granulations graisseuses qu'il désigne sous le nom de *microsomes*, très facilement observables en raison de leur réfringence très accusée.

En employant les méthodes mitochondriales, Dangeard a observé des plastides se présentant le plus souvent sous forme de chondriocontes, et des mitochondries granuleuses ou en courts bâtonnets qu'il n'avait pu déceler sur le vivant et qu'il a cru correspondre aux microsomes qu'il observait sur le vivant et qui, en réalité, ne se colorent pas par les méthodes mitochondriales. Or, ces microsomes sont des formations connues, de nature très probablement graisseuse, qui n'ont jamais été prises pour des mitochondries ; ils ont été distingués des mitochondries et décrits dans la cellule animale, notamment dans un Protozoaire (*Loxodes rostrum*) par Fauré-Frémiet, et dans la cellule végétale par Maximov, Meves[1] et Guilliermond. Comme on l'a vu, ils se distinguent nettement sur le vivant des mitochondries par leur vive réfringence, leurs mouvements plus rapides et le fait qu'ils brunissent par l'acide osmique. La méthode de Regaud ne les colore pas et les méthodes de Champy-Küll et de Benda leur donnent souvent une teinte brune qui permet de les distinguer des mitochondries.

Dangeard pense aussi qu'une partie des mitochondries inactives des auteurs (chondriocontes) correspondraient aux fibrilles protoplasmiques qui se coloreraient par la méthode de Regaud. Il n'est pas difficile de démontrer l'inexactitude de cette opinion. En effet, dans une préparation bien réussie, il est toujours très facile de distinguer les éléments du chondriome qui se détachent, avec un contour très net et une coloration intense, du cy-

1. Meves signale dans les poils de *Tradescentia* des petits grains se distinguant sur le vivant des mitochondries par leur forte réfringence et le fait qu'ils brunissent par l'acide osmique. Il est probable que ces grains, que Meves considère comme étant peut-être des grains de tanin, correspondent aux microsomes.

toplasme en général très légèrement coloré et que l'on peut teindre par l'éosine après la méthode de Regaud. Les recherches vitales de Guilliermond sur le chondriome des feuilles d'*Iris* et des pétales de Tulipe démontrent

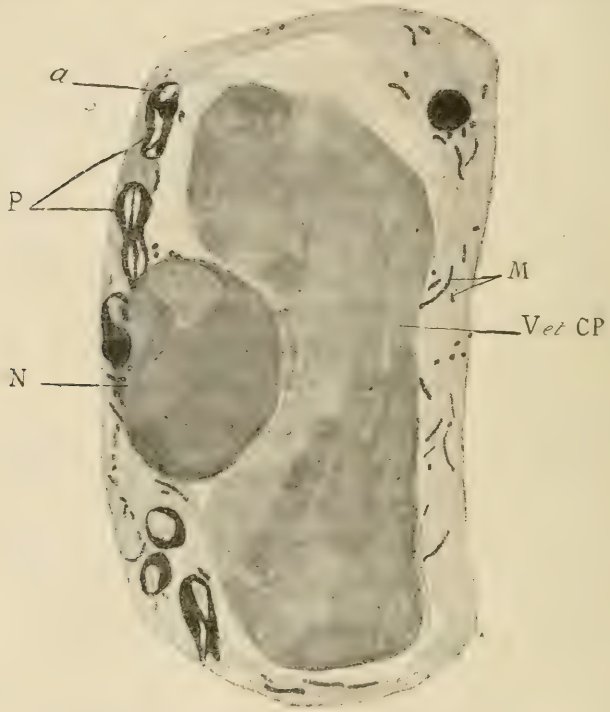


Fig. 12. — Cellule de l'épiderme de feuille de *Scolopendrium vulgare*. Méthode de Regaud (grossie 2250 fois).

a, amidon. — P, choroplastes. — N, noyau. — M, mitochondries. V et CP, vacuole et composés phénoliques.

d'ailleurs l'existence des deux catégories de mitochondries et, en même temps, montrent qu'il est impossible de confondre les mitochondries granuleuses avec les microsomes, et les chondriocontes avec les fibrilles du cytoplasme. Enfin dans les cellules âgées des tissus assimilateurs des Cryptogames vasculaires, nous avons toujours

constaté à côté des chloroplastes qui ont atteint leur plus grande différenciation, des chondriocontes, des bâtonnets et des mitochondries granuleuses (fig. 12). On ne peut les confondre ici, ni avec les vacuoles qui sont énormes, ni avec les microsomes, ni avec les fibrilles cytoplasmiques pour les raisons que nous venons d'indiquer.

On voit donc que Dangeard, par des études presque exclusivement vitales et sans l'aide de comparaisons avec la cellule animale, est arrivé ici à une conception qui est en contradiction avec tous les faits observés. Il a confondu le système vacuolaire, qui offre parfois dans ses stades jeunes des formes ressemblant à des mitochondries et qui étaient restées, jusqu'ici, peu connues, ainsi que des granulations graisseuses (*microsomes*) avec le chondriome, et en a séparé les plastides qui, au contraire, ont tous les caractères des mitochondries animales. Enfin, cet auteur n'a pas distingué les deux variétés de mitochondries qui constituent le chondriome. Au contraire, tous les autres auteurs n'ayant pas fait d'observations vitales et s'étant bornés à l'étude de coupes traitées par les méthodes mitochondriales, n'ont vu ni le système vacuolaire, ni les microsomes que l'étude vitale permet seule de bien mettre en évidence, mais seulement le chondriome qui nécessite pour sa compréhension le secours de ces méthodes.

En résumé, ce que Dangeard considère comme chondriome ne se colore pas ou très mal par les méthodes mitochondriales : le système vacuolaire se conserve très mal et ne se colore que rarement par les méthodes mitochondriales, et les microsomes ne se colorent jamais par ces techniques. Ces formations ne correspondent donc

pas au chondriome de la cellule animale[1] dont un des principaux caractères est de se colorer par les méthodes mitochondriales. Au contraire, le chondriome (plastides et mitochondries inactives) se fixe très bien et se colore intensément par ces méthodes. Tous les faits que nous avons observés sont donc en contradiction avec la théorie de Dangeard et nous nous rallions complètement à ce point de vue aux critiques formulées par Guilliermond.

B. *Théorie de Pensa, Lewitsky.* — La théorie de Pensa, Lewitsky, Forenbacher, Meves, Alvarado, etc., soutenue aussi au début par Guilliermond, est nettement en défaut avec les Cryptogames vasculaires. Déjà les travaux de Scherrer, Sapehin et Mottier avaient démontré que, dans une Hépatique, l'*Anthoceros*, la chlorophylle persiste à tous les stades du développement, y compris dans l'œuf et que dans toutes les cellules, il existe un seul chloroplaste qui coexiste avec des mitochondries inactives bien caractérisées (fig. 13).

Or ce chloroplaste se retrouve dans l'œuf et se transmet par division, de même que les mitochondries, aux cellules qui résultent de son développement. Il y a donc dans l'*Anthoceros* à la fois un chloroplaste et des mitochondries qui évoluent séparément et conservent leur

1. Pensa a observé également sur le vivant dans divers Végétaux des formations pseudomitochondriales formées par des pigments anthocyaniques, des composés phénoliques ou autres substances qui, correspondent aux formations vacuolaires décrites par Dangeard. Il les distingue des mitochondries par le fait qu'elles ne se conservent pas et ne se colorent pas par les méthodes mitochondriales et les considère comme des formations tout à fait différentes du chondriome, mais il n'a pas remarqué qu'elles se rattachent au système vacuolaire. De son côté, Alvarado n'a pu confirmer les vues de Dangeard ; il a montré que le système vacuolaire de diverses plantules qu'il a étudiées, ne se colore pas par la méthode d'Achuccaro-del Rio Hortega et que seules les mitochondries se différencient avec cette technique. Le chondriome ne peut donc correspondre au système vacuolaire.

individualité au cours du développement. Ces résultats ont été précisés par les récentes recherches de Mangenot qui a démontré que dans les Algues, la chlorophylle persiste généralement pendant tout le développement. Dans les Fucacées et les *Vaucheria*, Mangenot a observé, dans tous les stades du développement la coexistence de chloroplastes et de mitochondries incolores. Guilliermond a constaté dernièrement le même fait pour les Spirogyres où il n'avait pu observer d'abord de mitochondries et où il avait été conduit à admettre précédemment que l'unique chloroplaste de ces Algues représentait à lui seul tout le chondriome condensé en un organe spécial. A l'aide d'une technique spéciale, l'auteur est arrivé à mettre en évidence des mitochondries en dehors de ce chloroplaste.

Fig. 13. — Jeune oosphère d'*Anthoceros* (d'après Scherrer).
chl, chloroplaste. — M, mitochondrie.

Guilliermond, pour expliquer le cas des Phanérogames où les plastides dérivent des mitochondries bien caractérisées dont on ne peut distinguer celles qui évolueront en plastides de celles qui resteront inactives, avait d'abord admis que la persistance de la chlorophylle déterminait chez certains Cryptogames (Hépatiques et Algues), la présence d'une variété spéciale de mitochondries évoluant séparément et représentée par les chloroplastes. Depuis, à la suite des recherches de Mangenot et des

nôtres, Guilliermond a abandonné cette théorie et pense qu'il est plus vraisemblable d'admettre qu'il existe dans tous les Végétaux chlorophylliens deux variétés distinctes de mitochondries conservant leur individualité au cours du développement. L'une de ces variétés représente les plastides. Les plastides ne sont plus dans cette théorie le résultat d'une différenciation des mitochondries, ce sont de véritables mitochondries, mais une variété spéciale, qui prend parfois au cours du développement des formes beaucoup plus grosses que les autres mitochondries.

Il résulte de nos recherches sur les Fougères et les Equisétinées qu'il est souvent impossible de distinguer, dans les cellules des méristèmes ou dans l'oosphère, les mitochondries qui donneront naissance aux plastides de celles qui resteront sans fonctions apparentes. L'étude du sporange montre cependant que les plastides conservent leur individualité pendant toute l'évolution de cet organe. Au fur et à mesure que sa formation s'avance les petits chloroplastes se trouvant dans ses cellules perdent leur chlorophylle et leur amidon dans sa partie centrale, puis se transforment en chondriocontes et finalement ne se distinguent plus des autres mitochondries dans les très jeunes spores ; puis, ces éléments de formes mitochondriales typiques s'accroissent et redeviennent chloroplastes lors de la germination. Des faits semblables ont été observés dans la formation de l'oosphère et de l'anthéridie.

Enfin, l'étude des Sélaginelles ne laisse plus aucun doute sur l'individualité des plastides, puisque chez ces Végétaux, il n'y a dans les cellules embryonnaires, comme dans l'*Anthoceros*, qu'un seul chloroplaste lequel persiste

dans la spore à côté d'autres mitochondries qui, elles, sont inactives. Nos recherches confirment donc celles de Scherrer, Sapehin, Mottier, Mangenot et Guilliermond et démontrent d'une manière définitive que les plastides conservent leur individualité au cours du développement.

C. *Théorie de Sapehin, Scherrer et Mottier.* — Examinons maintenant la théorie de Scherrer, Sapehin et Mottier qui, du fait que les plastides et les mitochondries conservent leur individualité au cours du développement, admettent que ces deux catégories d'organites sont de nature différente, que les plastides sont des formations spéciales aux Végétaux chlorophylliens et que les mitochondries inactives seules correspondent au chondriome de la cellule animale. Il est à remarquer d'abord que la théorie est exprimée d'une manière différente par Sapehin et Scherrer d'une part, et par Mottier de l'autre. Pour Sapehin et Scherrer, en effet, les plastides se distinguent toujours des mitochondries par leurs caractères morphologiques. On les confond dans les méristèmes des Phanérogames parce que les plastides très jeunes ont la forme de grains de mêmes dimensions que les mitochondries granuleuses et se colorent de la même manière, et qu'en outre, les plastides sont souvent à ce stade en voie de division et prennent la forme d'haltères qui les font ressembler à des chondriocontes. Les plastides ronds et en haltères sont donc difficiles, sinon impossibles à distinguer dans les méristèmes des mitochondries qui ont les formes de grains ou de bâtonnets. Mais bientôt les plastides prennent leur forme typique de gros globules et deviennent très distincts des mitochondries, qui con-

servent leurs formes et leurs dimensions primitives. De plus, pour Scherrer, les mitochondries ne sont probablement que des produits de réserve[1] dont la présence ne semble pas constante. Cette opinion n'est plus compatible avec tout ce que l'on sait des formes et de l'évolution des plastides, puisqu'il est démontré actuellement que, dans la majorité des racines et dans beaucoup d'épidermes, les amyloplastides et les chromoplastides conservent pendant tout le développement l'aspect caractéristique de chondriocontes et que cette forme n'est nullement liée à la division de ces organites.

Aussi Mottier a-t-il été obligé de modifier cette théorie. Pour lui, les plastides ont les mêmes formes de grains, de bâtonnets et de filaments que les mitochondries et s'en distinguent par le fait que les plastides sont plus gros que les mitochondries. Cette différence de dimension, très notable dans les cellules adultes, surtout lorsqu'il s'agit de chloroplastes, se manifeste déjà, selon Mottier, dans les méristèmes. Ainsi pour Mottier, il existe, dans les Végétaux chlorophylliens, deux catégories d'organites, de mêmes formes, toutes deux capables de se diviser et jouant l'une et l'autre un rôle dans l'hérédité : ce sont les plastides et les mitochondries. La théorie de Mottier est donc de beaucoup plus conforme à l'ensemble des faits observés.

Cette théorie, comme l'a montré Guilliermond, est cependant loin d'être d'accord avec tous les faits, car

1. Arthur Meyer, comme Scherrer, admet que les mitochondries constituent une matière de réserve très répandue dans les Végétaux. Il les considère comme des composés ferronucléiniens, du groupe des allines, et les désigne sous le nom d'allinantes. Cette opinion n'est pas compatible avec le pouvoir de se diviser des mitochondries, ni avec leur présence constante dans le cytoplasme.

il n'est pas exact que les plastides se distinguent toujours des autres mitochondries par des dimensions plus élevées. Dans les méristèmes des Phanérogames, au contraire, les plastides ont toujours les mêmes dimensions que les autres mitochondries et il est absolument impossible de distinguer, parmi le chondriome, les éléments qui vont jouer le rôle de plastides, des mitochondries inactives. Bien plus, dans les cellules adultes des tissus incolores des Phanérogames, les plastides conservent souvent, d'après Guilliermond, les mêmes dimensions que les autres mitochondries et ne se distinguent que par le fait que les uns ont la propriété d'élaborer de l'amidon et que les autres en sont dépourvus. Souvent aussi cependant, les plastides, tout en conservant exactement les mêmes formes que les autres mitochondries, s'en distinguent par des dimensions un peu plus élevées. Au contraire, dans les tissus chlorophylliens, une partie des mitochondries indistinctes des méristèmes grossissent et se transforment en gros chloroplastes arrondis ou ovoïdes, faciles à distinguer par leurs fortes dimensions des autres mitochondries qui conservent leurs formes et leurs dimensions primitives.

Comme les plastides ont les mêmes caractères histochimiques que les autres mitochondries qui coexistent avec elles et que les mitochondries des cellules animales et des Champignons, qu'ils ont en outre le rôle élaborateur que l'on attribue au chondriome de la cellule animale, il n'y a donc aucun critérium qui permette de les distinguer des mitochondries animales. Pourquoi assimiler les mitochondries inactives plutôt que les plastides aux mitochondries animales? D'ailleurs, les plastides ressemblent souvent davantage aux mitochondries

animales que les mitochondries inactives qui coexistent avec elles. Enfin tous les zoologistes qui ont occasionnellement abordé l'étude du chondriome de la cellule végétale sont d'accord pour admettre que les plastides sont des mitochondries (Duesberg et Hoven, Pensa, Cowdry, Maximov, Meves) et parmi eux l'opinion de Meves, l'un des cytologistes qui a le plus étudié les mitochondries, fait autorité. On voit donc en somme que Mottier a eu le tort, en soutenant sa théorie de ne pas comparer ses préparations à des préparations du chondriome de la cellule animale ou des Champignons. Cet auteur en outre ne paraît pas avoir suivi d'assez près l'évolution de chondriome dans les méristèmes, sans quoi il aurait remarqué qu'il n'existe que très rarement une différence de dimensions entre les plastides et les autres mitochondries dans les Phanérogames, et que cette différence, très nette dans certains cas, dans les Cryptogames vasculaires, n'est pas toujours appréciable.

Nos recherches nous ont montré que dans les méristèmes des Filicinées et des Equisétinées, il est par exemple souvent impossible de distinguer parmi les éléments du chondriome ceux qui deviendront des plastides de ceux qui resteront inactifs. Dans les cellules différenciées de la racine des Filicinées, les amyloplastides, bien que se distinguant très aisément des autres éléments du chondriome par leurs dimensions plus élevées, conservent toujours les formes caractéristiques des mitochondries pendant tout le développement. Dans le cylindre central, les amyloplastides sont même très difficilement distingables des mitochondries inactives. Nos recherches montrent, par contre, que les plastides et les mitochondries inactives peuvent à un stade déterminé avoir des

formes différentes. Les plastides peuvent par exemple affecter à un stade déterminé la forme de chondriocontes, alors que les autres mitochondries sont à l'état de grains ou de petits bâtonnets. Inversement à d'autres stades, les plastides peuvent avoir la forme granuleuse et les mitochondries inactives la forme de chondriocontes. Mais, quand on suit l'ensemble de l'évolution de ces deux espèces de mitochondries, on constate qu'elles ont l'une et l'autre les mêmes formes caractéristiques des mitochondries, c'est-à-dire la forme de grains, de bâtonnets, de filaments, susceptibles de se diviser et capables de passer de l'une à l'autre de ces formes et inversement. Si dans certains cas, on constate des différences entre la chromaticité de ces deux variétés, ces différences ne sont pas constantes et sont alternatives ; c'est-à-dire qu'il y a des phases où ce sont les mitochondries inactives qui sont moins chromphiles et d'autres où c'est le contraire. Il y a à ce point de vue une sorte de balancement.

Il nous reste à discuter cependant la signification de l'unique plastide que l'on rencontre dans les méristèmes des Sélaginelles. Il faut remarquer tout d'abord que l'on éprouve autant de difficulté à l'assimiler aux nombreux plastides que l'on observe dans les méristèmes correspondants des Fougères et des Equisétinées qu'à le rattacher aux mitochondries. D'autre part, on sait que dans la cellule animale le chondriome peut parfois se condenser en un organe unique ou *corps mitochondrial* connu parfois sous le nom de *nebenkern*. Dans certains Scorpions, par exemple, Wilson a montré que dans les spermatocytes, le chondriome se présente sous forme d'un anneau disposé tout près du noyau. Cet organe se divise pendant les mitoses de maturation, d'abord en deux filaments,

puis chacun de ces filaments se segmente à son tour et les spermatides contiennent deux gros *nebenkern* placés au voisinage du noyau (fig. 14).

Il est permis de rapprocher de ces figures dans une certaine mesure le chloroplaste unique des cellules des méristèmes de Sélaginelles. On peut le considérer comme une mitochondrie spéciale du chondriome,

Fig. 14. — Évolution du spermatozoïde de *Centrurus exilicauda* (Wood).

1, première anaphase du spermatocyte. Les chromosomes sont aux pôles, L'anneau mitochondrial en voie de se diviser. — 2 et 3, telophase; l'anneau mitochondrial est divisé. — 4, jeune spermatide avec son noyau et ses deux *nebenkern* (d'après Wilson). N = nebenkern.

comparable à l'hétérochromosome décrit dans certaines mitoses.

A côté de cette théorie, nous devons examiner l'opinion formulée par Meves qui ne semble pas avoir bien observé l'existence de la variété inactive de mitochondries considérée par Scherrer, Sapehin et Mottier, comme représentant à elle seule le chondriome de la cellule animale, ce qui s'explique par le fait que Meves n'a abordé qu'accidentellement la question du chondriome de la cellule végétale. Mais l'autorité de cet auteur mérite que nous lui réservions une place spéciale dans cette discussion. Meves a bien observé dans les cellules des méristèmes de diverses racines (*Allium cepa*, entre autres), un chondriome très riche dont une partie seulement élabore

de l'amidon et dont l'autre semble affectée à d'autres fonctions qu'il n'a pu préciser. Mais dans le bourgeon d'*Hartwegia comosa* et de *Tradescantia albiflora*, il constate que tous les éléments du chondriomes et ransforment en chloroplastes, de telle sorte que dans les cellules adultes, il ne subsiste plus de mitochondries. Cependant Meves figure dans les cellules du méristème, à côté des chondriocontes qui se transforment en chloroplastes, des grains moins chromophiles que les chondriocontes et qui persistent dans les cellules différenciées après la formation des chloroplastes. Il admet, en raison de leur faible chromaticité, que ces éléments ne sont pas des mitochondries, mais des grains de métaplasme. Nous avons vu au cours de notre étude que très souvent la variété inactive de mitochondries présente l'aspect de grains. D'autre part, on a vu également que les mitochondries inactives et les plastides, bien que présentant des caractères microchimiques semblables, subissent souvent au cours du développement des cellules des variations de chromaticité et qu'il y a à ce point de vue une sorte de balancement de telle sorte que, lorsque les plastides sont très chromophiles, les mitochondries inactives se colorent moins fortement. Il est donc probable, étant donné que les microsomes de Dangeard ne se colorent pas par les méthodes mitochondriales, que les grains de métaplasme de Meves représentent la variété inactive de mitochondries. Il est curieux de constater que l'opinion de Meves est en quelque sorte l'opposé de celle de Scherrer, Sapehin et Mottier. Les éléments que ces derniers auteurs considèrent comme représentant le chondriome de la cellule animale, c'est-à-dire les mitochondries inactives, sont pris par Meves pour des grains de méta-

plasme, alors que cet auteur assimile exclusivement les jeunes plastides aux mitochondries animales.

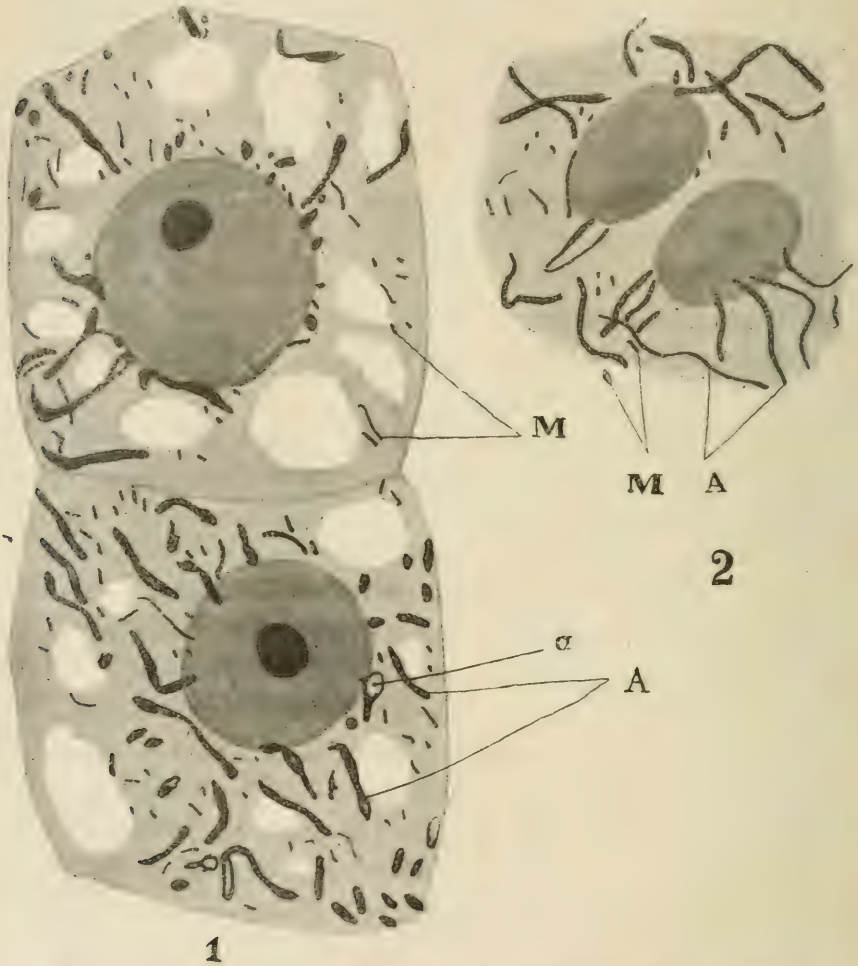


Fig. 15. — 1, Cellules du parenchyme de la racine d'*Athyrium Filix femina*. 2, Cellules du cylindre central de la même plante.

A, amyloplastides. — *a*, amidon. — M, mitochondries inactives. — (Méthode de Regaud. — Grossissement, 2250 environ.).

Cette théorie soulève les mêmes objections que celle de Scherrer, Sapehin et Mottier et il n'est pas plus possible

de séparer les mitochondries inactives des mitochondries animales, que de séparer les plastides des éléments du chondriome animal (fig. 15). Il semble donc qu'on soit obligé d'admettre que les plastides et les mitochondries inactives sont les uns et les autres des mitochondries, constituant deux variétés distinctes. On en arrive ainsi à la théorie de Guilliermond.

D) *Théorie de Guilliermond.* — On peut évidemment toujours objecter à la théorie de Guilliermond que du fait que les plastides conservent leur individualité au cours du développement, à côté d'autres mitochondries, c'est qu'ils ne peuvent être assimilés aux mitochondries — et l'on peut toujours invoquer en faveur de cette objection le fait que, dans les Chlorophycées, les plastides présentent des formes très différentes des mitochondries.

E) *Comparaison du chondriome de la cellule végétale avec le chondriome de la cellule animale.* — Pour répondre à cette objection, il serait nécessaire de comparer aussi exactement que possible les caractères morphologiques et évolutifs des plastides et des mitochondries inactives qui coexistent avec eux dans les Végétaux supérieurs et de s'assurer que ces deux catégories d'éléments ont bien l'une et l'autre des caractères microchimiques semblables.

Une étude de ce genre a été faite par un zoologiste américain, Cowdry, qui a eu l'idée d'entreprendre une comparaison aussi précise que possible entre le chondriome de la cellule animale et celui de la cellule végétale. Pour cela, l'auteur a choisi comme objet d'étude, d'une part les cellules pancréatiques de la Souris, d'autre part les cellules de la pointe d'une jeune racine de Pois (fig. 16). Il a constaté que dans les deux cas, le chondriome n'est

susceptible de se colorer vitalement que très difficilement et par des colorants spéciaux (vert Janus) et qu'une température de 47-50° suffit à le détruire en très peu de temps. Il a pu établir en outre que les fixateurs renfermant de l'acide acétique ou de l'alcool déterminent dans les deux

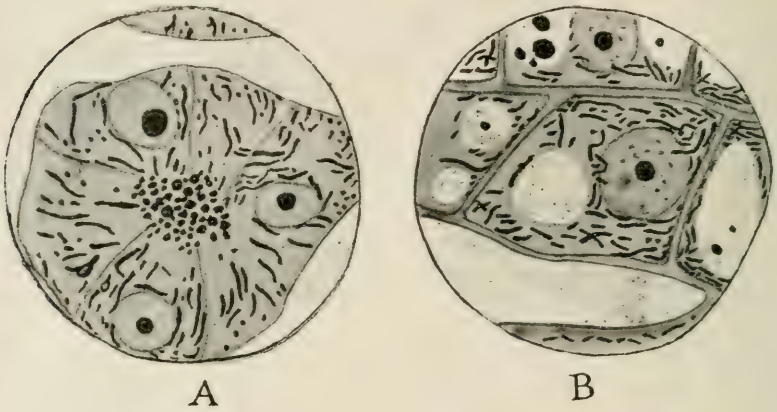


Fig. 16. — A, Chondriome du pancréas de la souris. — B, Chondriome de la racine de Pois. (Méthode de Regaud, grossis. : 1500 environ), d'après Cowdry. On voit que dans les deux cas, le chondriome présente des aspects absolument semblables. Cependant dans la racine de Pois, les chondriocontes représentent les plastides et les mitochondries en grains et en bâtonnets les éléments inactifs du chondriome. Il est à remarquer également que les vacuoles des cellules de racines de Pois renferment parfois des corpuscules colorés qui correspondent à la substance que nous avons souvent rencontrée dans les vacuoles des Ptéridophytes.

cas de profondes altérations du chondriome et que seuls les méthodes mitochondriales conservent les mitochondries, y compris les plastides. Il y a donc parallélisme complet au point de vue des fixateurs entre le chondriome de la cellule pancréatique de la Souris et celui des cellules de la racine de Pois (y compris les plastides). Enfin, Cowdry a comparé aussi exactement que possible, à un grossissement de 3000, les diverses formes de mitochondries animales et végétales et a constaté une similitude

complète, facile à constater dans les figures 16 empruntées à Cowdry.

L'auteur conclut donc à l'identité entre le chondriome de la cellule animale et celui de la cellule végétale.

Fig. 17. — 1 et 2, Chondriome de cellules du stèle d'*Athyrium Filix femina*. — 3 et 4, Chondriome du rein de Grenouille. — 5 et 6, Chondriome du foie de Grenouille (Méthode de Regaud. — Grossissement environ 1000.).

Nous avons nous mêmes entrepris une étude semblable en collaboration avec Mangenot et nous avons cherché à comparer le chondriome des cellules du foie, du pancréas et du rein de Grenouille avec celui de nos Cryptogames vasculaires (fig. 17). Nous avons plus récemment complété cette étude par celle du chondriome des cellules

d'un foie de fœtus de Poulet à terme. Nous croyons utile de résumer ici les faits que nous avons pu tirer de cette étude.

Nous envisagerons d'abord les caractères de fixation des mitochondries mises en évidence par exemple dans les cellules du foie de fœtus de Poulet à terme (fig. 18) et dans la racine des Fougères.

Il faut de suite faire ressortir que ce n'est pas la coloration des mitochondries qui est caractéristique comme on semble parfois le croire, mais la fixation, car l'hématoxyline ferrique colore aussi le noyau, le réseau chromatique, des enclaves, etc. Pour fixer les mitochondries, il faut employer des liquides spéciaux ne renfermant ni alcool, ni acide acétique. Cette condition doit être observée aussi bien dans la différenciation des mitochondries végétales que dans celle des mitochondries de la cellule animale. L'action de l'alcool ou de l'acide acétique provoque des altérations profondes du chondriome dans les deux cas, altérations qui se traduisent par un enchevêtrement des éléments mitochondriaux donnant au cytoplasme un aspect de réseau continu, ou par un gonflement provoquant une structure alvéolaire du cytoplasme. L'altération aboutit finalement à la transformation des mitochondries en un fin précipité granuleux. Les mitochondries animales et les mitochondries végétales ont donc les mêmes caractères de fixation.

Les mitochondries animales comme les mitochondries végétales ne sont colorables vitalement que très difficilement et par des réactifs spéciaux qui sont les mêmes dans les deux cas.

Leurs caractères physiologiques nous montrent une même ressemblance. Les filaments des cellules des Cryp-

togames vasculaires sont des organites élaborateurs,

Fig. 18. — 1, Cellules du foie d'embryon de Poulet. — 2, Cellules du point végétatif de la tige aérienne d'*Equisetum arvense* ; le chondriome est ici constitué par deux variétés de mitochondries, qu'il n'est pas possible de distinguer. Méthode de Regaud. Grossies env. 3000 fois.

comme les bâtonnets rénaux qui chez les Ophidiens, tout au moins, élaborent, d'après Regaud, les grains de ségré-

gation, comme les chondriocontes du foie qui, d'après Policard, peuvent dans certaines conditions former des cristaux d'hémoglobine.

On peut donc assimiler le chondriome des animaux au chondriome des Cryptogames vasculaires.

Une étude de même ordre a été faite récemment par Guilliermond. Cet auteur a comparé d'une part le chondriome des cellules épidermiques du périanthe de Tulipe où il existe des plastides depuis longtemps connus, et d'autre part un Champignon du genre *Saprolegnia* dans lequel il est évident que le chondriome est identifiable à celui de la cellule animale.

Dans les cellules épidermiques de Tulipe blanche, le chondriome peut s'observer très nettement sur le vivant ; il est composé de nombreux chondriocontes entremêlés à des mitochondries granuleuses et en courts bâtonnets. Tous ces éléments ont la même réfringence, le même aspect, les mêmes caractères chimiques ; cependant les chondriocontes n'ont pas la même fonction physiologique que les autres éléments. Ils forment à certains stades de l'amidon et, dans les variétés jaunes de Tulipe, le pigment xanthophyllien (fig. 19). Ils correspondent donc aux plastides. Au contraire les autres éléments, en grains et bâtonnets, ne participent pas à ces fonctions. Dans le *Saprolegnia*, le chondriome, également très visible sur le vivant a la même constitution que celui de la Tulipe[1]. Les mitochondries granuleuses sont cependant plus rares. On peut objecter que les amyloplastes de la

1. Cette similitude entre les mitochondries des Saprolegniacées et les plastides des Végétaux chlorophylliens est tellement évidente qu'Arthur Meyer qui a observé ces éléments dans un *Achlya* (1904) n'a pas hésité à les décrire comme des leucoplastides.

Tulipe se distinguent par leur forme allongée des autres mitochondries qui coexistent avec elles et qui sont à l'état de grains et de bâtonnets. Mais tous les éléments du chondriome se présentent dans les stades jeunes sous

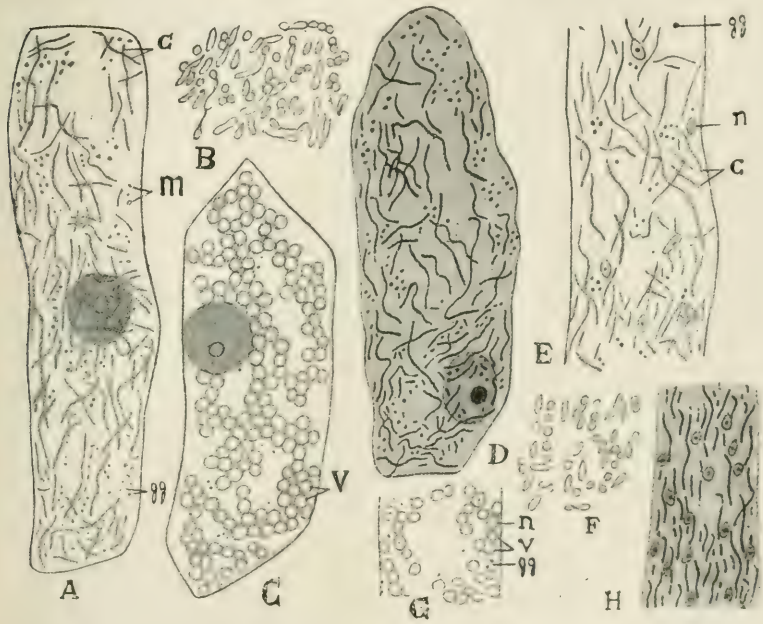


Fig. 19. — A, Cellules épidermiques de la Tulipe blanche, in-vivo. — *c*, Chondrioconte amylogène. — *m*, Mitochondries inactives. — *g*, Globules graisseux. — B, Chondriocontes de la même cellule en voie d'altéralion. — C, Cellule semblable, dans laquelle tout le chondriome est transformé en vésicules. — D, Cellule fixée et colorée par la méthode Regaud. — E, Filaments de *Saprolegnia* in-vivo; *n*, noyau ; *c*, chondrioconte : *gg*, globules graisseux. — F, Chondriocontes du même champignon en voie d'altération. — G, Filament dans lequel tous les chondriocontes sont tranformés en grosses vésicules. — H, Filament fixé et coloré par la méthode de Regaud. (D'après Guilliermond).

forme de bâtonnets et de grains, et les chondriocontes que l'on observe plus tard résultent de l'accroissement des bâtonnets et des grains, de telle sorte que dans les cellules jeunes, il est impossible de distinguer les mitochon-

dries inactives des plastides. D'autre part, les mitochondries inactives sont susceptibles de prendre la forme de chondriocontes dans beaucoup de Végétaux, de sorte que les mitochondries inactives et les plastides de la Tulipe sont morphologiquement analogues aux mitochondries de *Saprolegnia*.

Tous les éléments du chondriome de Tulipe de même que ceux de *Saprolegnia* ne se colorent vitalement qu'avec la plus grande difficulté et seulement avec le violet de Dahlia.

Tous les éléments du chondriome de Tulipe se montrent très fragiles ; ils sont particulièrement sensibles aux actions osmotiques qui les transforment en vésicules. Dans *Saprolegnia* les mêmes altérations sont constatables. Ces mêmes altérations ont également été décrites dans le chondriome de la cellule animale (Fauré-Frémiet et R. et H. Lewis). Policard, R. et H. Lewis et Cowdry ont démontré que le chondriome est détruit par une température de 40 et 45 degrés. Il en est de même pour les deux variétés de mitochondries de Tulipe et pour le chondriome de *Saprolegnia*. Les mitochondries de Tulipe se conservent très bien par le réactif iodo-ioduré en prenant une coloration jaune plus ou moins accentuée ; elles sont conservées sans réduction par l'acide osmique. Les mêmes faits se constatent pour le chondriome de *Saprolegnia* et celui de la cellule animale.

Enfin, dans les deux cas, les caractères de fixation et de coloration sont analogues[1] et correspondent à ceux des

1. On sait au contraire que les chloroplastes offrent des caractères microchimiques un peu différents de ceux des autres plastides ; ils sont beaucoup plus résistants vis-à-vis des fixateurs, mais ce n'est là qu'une propriété acquise et les chloroplastes résultent toujours de la différenciation d'éléments qui présentent tous les caractères microchimiques des mitochondries.

mitochondries animales. Si l'on ajoute à cela que, dans les cellules animales, les processus de pigmentation, qui ont été décrits, sont superposables à ceux qui se produisent pour la xanthophylle dans la Tulipe, on voit qu'il y a parallélisme complet entre les mitochondries animales et végétales.

F) *Interprétation de l'auteur.* — Il résulte donc aussi de tous ces faits qu'il est absolument impossible actuellement de séparer les plastides des mitochondries. Il n'est pas permis de séparer des éléments qui ont les mêmes aspects morphologiques et qui présentent les mêmes caractères physiques et microchimiques. Il n'est pas non plus permis, vu leurs fonctions différentes, de leur attribuer à tous la même valeur.

Voyons maintenant comment nous pouvons interpréter les faits.

A) Il est difficile d'admettre avec Sapehin, Scherrer et Mottier que les plastides sont des organites spéciaux aux Végétaux chlorophylliens sans aucune parenté avec les mitochondries de la cellule animale et des Champignons et que, seules, les mitochondries animales sont assimilables à ces dernières. En effet, on est bien obligé de reconnaître que les plastides ont les mêmes formes et les mêmes caractères microchimiques. Si l'on ajoute à cela que la majorité des travaux faits en cytologie animale aboutissent à la conclusion que les mitochondries ont un rôle élaborateur semblable à celui des plastides, notamment dans la genèse des pigments, on voit que cette théorie, rencontre d'énormes difficultés. On comprend mal en effet que des éléments de mêmes formes et de même constitution chimique, qui paraissent avoir un

rôle comparable, comme les plastides de la cellule végétale et les mitochondries de la cellule animale, ne soient pas homologuables. Pour justifier cette théorie, il faudrait supposer que les travaux qui ont mis en évidence le rôle élaborateur des mitochondries animales et auxquels ont participé les Maîtres de la cytologie sont inexacts et, bien que ce rôle ne puisse être considéré comme rigoureusement démontré, rien n'autorise à une semblable supposition. Dailleurs, comme l'a fait remarquer Guilliermond, il n'y a pas plus de raison pour assimiler plutôt les mitochondries inactives que les plastides aux mitochondries animales. Il n'y a pas de critérium qui permette cette assimilation plutôt que l'autre. Au contraire, ce sont en général les plastides qui par leurs dimensions et leurs fonctions ressemblent le plus aux mitochondries animales. Elles sont cependant parfois un peu plus grosses même dans les cellules embryonnaires. Les mitochondries inactives au contraire sont presque toujours un peu plus petites que les mitochondries animales et offrent plus rarement la forme si caractéristique de longs chondriocontes que l'on rencontre dans la cellule animale et dans les Champignons. On a vu précisément que Meves pour ces raisons est arrivé à une conclusion opposée à celle de Scherrer, Sapehin et Mottier et qu'il paraît admettre, au moins dans beaucoup de cas, que seuls les plastides sont des mitochondries, et qu'au contraire les éléments, qui subsistent à côté des chloroplastides dans les tissus chorophylliens et qui correspondent aux éléments que ces derniers auteurs assimilent aux mitochondries (mitochondries que nous appelons inactives), ne sont pas des mitochondries, mais des grains de métaplasme.

B) D'autre part, admettre que les plastides seuls correspondent aux mitochondries animales et que les mitochondries inactives sont des formations de nature différente, théorie que Meves semble adopter en partie, soulève les mêmes difficultés, parce qu'il n'y a pas non plus de critérium qui permette de distinguer ces éléments des mitochondries animales. Si les mitochondries inactives se présentent le plus souvent sous forme de grains ou de bâtonnets, elles ont incontestablement le pouvoir de se diviser et souvent peuvent prendre la forme de chondriocontes typiques.

C) Etant donné que les plastides et les mitochondries inactives, qui coexistent avec eux dans les Végétaux chlorophylliens, ont les mêmes caractères morphologiques, microchimiques et évolutifs, et répondent les uns et les autres à la définition des mitochondries, on est donc obligé d'admettre avec Guilliermond que le chondriome de la cellule des Végétaux chlorophylliens est constitué par deux variétés distinctes de mitochondries conservant leur individualité au cours du développement et dont l'une est affectée à la fonction chlorophyllienne. Il semble légitime également de penser avec le même auteur que cette dualité serait la condition de la photosynthèse qui distingue les Végétaux chorophylliens des autres êtres vivants.

Cette théorie est la seule qui soit conforme avec tout l'ensemble des faits observés ; elle repose sur une étude comparative aussi précise que possible de la cellule animale, de celle des Champignons et des Végétaux chlorophylliens. Elle a en outre l'avantage de concilier les opinions extrêmes. Elle est à notre avis la seule théorie qui, en l'état actuel de la Science, puisse subsister. De

nouveaux travaux sur la phylogénie des plastides et le rôle des mitochondries inactives dans la cellule végétale et une démonstration plus rigoureuse du rôle élaborateur du chondriome dans la cellule animale préciseront sans doute la question dans l'avenir.

Nous admettons donc la présence dans les Végétaux chlorophylliens de deux variétés distinctes de mitochondries dont l'une représente les plastides.

Les plastides se distinguent de l'autre catégorie de mitochondries par le fait qu'ils peuvent prendre au cours de l'évolution des formes plus volumineuses.

Il n'est pas impossible qu'il existe également plusieurs variétés de mitochondries dans la cellule animale, ainsi que l'admettent Regaud et Champy, et avant eux Delage, qui, discutant, dans son traité sur l'hérédité, la théorie d'Altmann, pense aussi qu'il doit exister plusieurs variétés de « bioblastes » porteurs de caractères héréditaires différents.

2° Le système vacuolaire. — Les faits que nous apportons sur le système vacuolaire vérifient les derniers résultats de Guilliermond. Ils ne résolvent pas la question de l'origine des vacuoles. On sait que de Vries, Went, Bokorny et Tswett ont admis que les vacuoles sont des organites permanents de la cellule enveloppés d'une membrane différenciées, et incapables de naître autrement que par division. S'appuyant sur cette opinion, Van Tieghem a rapproché les vacuoles des plastides ou leucites en les désignant sous le nom d'*hydroleucites*, mais la théorie de De Vries, Went, Bokorny, Tswett et Van Tieghem, ne s'appuie sur aucun fait précis, mais surtout sur des considérations théoriques d'ailleurs très contes-

tables. Cette théorie rencontre de très sérieuses objections : elle n'est soutenable qu'à la condition d'admettre que les vacuoles sont des organites à paroi différenciée, capables de sécréter les produits divers qui se rencontrent dans les vacuoles. Or les faits semblent en contradiction avec cette manière de voir. Les expériences de Pfeffer, Klebs, Nemec, Seifriz, ont démontré qu'on peut faire naître artificiellement dans le cytoplasme des vacuoles là où il n'en existait pas. Les travaux de Chodat et Boubier, ceux de Guilliermond, sur la plasmolyse, ne sont pas favorables à l'idée que la vacuole est entourée d'une membrane différenciée et il paraît plus vraisemblable d'admettre, avec Pfeffer et Chodat, que la membrane périvacuolaire est une membrane transitoire due en partie à la tension superficielle, en partie à une coagulation du cytoplasme sous l'influence du liquide vacuolaire. Dès lors, si la vacuole est une simple goutte d'eau renfermant diverses substances en solution, il est difficile d'admettre qu'elle se perpétue et se propage de cellules en cellules par division.

Nos recherches démontrent qu'il n'y a pas de cellules sans vacuoles dans les plantes que nous avons examinées, mais que le système vacuolaire présente les aspects les plus divers, selon le stade examiné. Dans les cellules des méristèmes, les vacuoles sont très petites et remplies de substances diverses, en solution colloïdale très épaisse. Ces substances sont douées d'un pouvoir électif très marqué pour les colorants vitaux ; ce sont ou des composés phénoliques ou une substance de nature inconnue colorable par l'hématoxyline. Ces vacuoles ont à ce moment une consistance semi-fluide. Elles offrent des formes rondes et surtout filamenteuses, pseudo-mitochon-

driales, parfois anastomosées en réseau. Ces vacuoles se conservent mal par les méthodes mitochondriales : la fixation le plus souvent contracte le contenu colloïdal au milieu de la vacuole, et ce contenu, s'il est formé par des composés phénoliques, conserve après coloration une teinte jaune due au bichromate de K, ou bien s'il est constitué par l'autre substance se colore par l'hématoxyline comme les mitochondries. Dans ce dernier cas, la vacuole apparaît alors, selon qu'elle est ronde ou filamenteuse, sous forme d'un petit corpuscule ou d'un filament coloré, entouré d'une zone hyaline incolore. Souvent même la fixation ne conserve pas la forme mitochondriale des vacuoles. Dans quelques cas exceptionnels, nous avons obtenu la fixation et la coloration des vacuoles sans contraction de leur contenu. Mais il est toujours facile, quand on y est habitué, de distinguer ces formations des éléments du chondriome. Elles ne sont que rarement colorées en même temps que le chondriome, le temps de régression nécessité pour leur différenciation n'étant pas le même que pour la différenciation du chondriome ; de plus, même quand elles sont colorées en même temps que le chondriome, elles se distinguent des mitochondries par la présence d'une auréole incolore très distincte. Ces vacuoles se transforment très rapidement dans les cellules les plus jeunes du méristème en se gonflant par absorption d'eau en vacuoles typiques, très fluides, renfermant des produits en solution très diluée qui ne se colorent plus par l'hématoxyline et ne montrent plus dans les préparations aucune trace de contenu figuré, à moins qu'elles ne renferment des composés phénoliques à l'état de précipité jaune par le bichromate. Ces vacuoles se fusionnent ensuite peu à peu pour finalement

ne plus former qu'une unique vacuole très grosse. L'évolution du système vacuolaire est donc conforme au schéma qu'en ont donné récemment Dangeard et Guilliermond.

On pourrait se demander, en raison des formes mitochondriales qu'elles offrent parfois dans les cellules les plus jeunes, si les vacuoles n'ont pas une origine mitochondriale. Cette opinion admise, d'abord par Guilliermond pour ce qui concerne l'origine des vacuoles à pigments anthocyaniques, a été abandonnée dans la suite par cet auteur. En effet Guilliermond a montré que dans les Champignons et les Phanérogames, on ne trouve jamais ni par l'examen vital, ni par les méthodes mitochondriales aucun passage entre les formes pseudo-mitochondriales des vacuoles et les mitochondries. De plus, ces deux catégories d'éléments ont des réactions histo-chimiques tout à fait différentes. Si les formes pseudo-mitochondriales des vacuoles renferment parfois dans les Végétaux supérieurs des substances qui se colorent par les méthodes mitochondriales, il n'en est pas de même pour les Champignons dans lesquels le système vacuolaire reste toujours incolore dans les préparations traitées par les méthodes mitochondriales, même dans ses formes pseudo-mitochondriales. Il n'y a donc, comme l'ont démontré Pensa et Guilliermond, aucun rapport dans la constitution chimique du système vacuolaire et du chondriome : ces deux catégories d'éléments ont des réactions histo-chimiques tout à fait différentes. Nos recherches démontrent d'ailleurs que les formes pseudo-mitochondriales ne sont pas très fréquentes dans les Cryptogames vasculaires que nous avons étudiées ; dans les méristèmes des racines, et les tiges, elles sont en général rares et peu caractérisées :

cependant elles sont toujours très nettes dans le plérome. On est donc obligé d'admettre par suite tout ce que nous avons vu que les vacuoles sont des éléments n'ayant aucune relation directe avec les mitochondries : les formes pseudo-mitochondriales qu'elles affectent dans les cellules embryonnaires s'expliquent très probablement, comme le pense Guilliermond, par le fait qu'elles ont une consistance physique semblable à celle des mitochondries et sont par conséquent soumises aux mêmes influences physiques que ces dernières.

Nos recherches établissent que dans la cellule apicale des racines et des tiges des Cryptogames vasculaires étudiées (Fougères, Equisétinées), il n'y a, contrairement à ce qu'on observe en général dans les cellules des méristèmes, que de grosses vacuoles peu nombreuses, à contenu très fluide et non colorable par les méthodes mitochondriales ; au contraire, dans les cellules du méristème qui dérivent de sa division, on ne trouve que de nombreuses et très petites vacuoles, remplies de composés phénoliques ou d'une substance colorable par l'hématoxyline ferrique. Ces vacuoles présentent parfois des formes pseudo-mitochondriales. Dans l'oosphère des Fougères, on trouve d'abord de grosses vacuoles, sans contenu visible, et ensuite de très petites vacuoles, à contenu colorable, qui plus tard, grossissent de nouveau et se fusionnent. Il en est de même dans les cellules mères des spores des Fougères et des Equisétinées. Il semble donc que le système vacuolaire dans une même cellule puisse, selon l'état de son activité physiologique, affecter tour à tour l'aspect de nombreuses petites vacuoles, d'aspect pseudo-mitochondrial, semi-fluides, et de grosses vacuoles rondes très fluides, et que ces deux types soient réversibles.

Cette réversibilité a été observée pour les vacuoles à anthocyane des Phanérogames par Pensa. Enfin, il y a longtemps déjà que de Vries a observé des phénomènes de même ordre et très curieux qui semblent ne pas être connus des auteurs qui ont étudié récemment le système

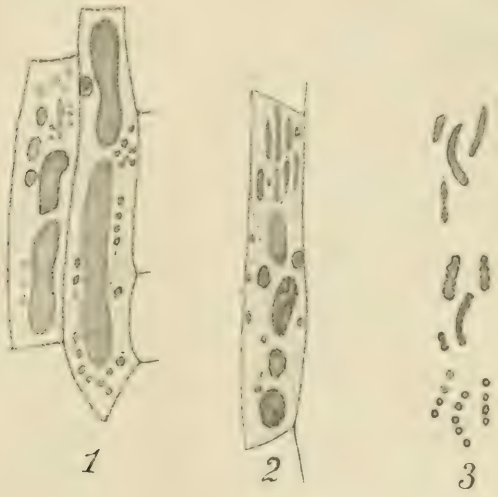


Fig. 20. — Cellules d'un poil secréteur de *Drosera rotundifolia*. Stades successifs de la fragmentation de la vacuole remplie d'anthocyane pendant la secrétion. Les petites vacuoles qui en résultent (3) prennent des formes pseudo-mitochondriales (d'après de Vries).

vacuolaire. De Vries constate que dans les poils sécréteurs de *Drosera rotundifolia*, les cellules au repos ont une seule vacuole remplie d'anthocyane. Dans les phases de sécrétion, cette vacuole se contracte et se morcelle en petites vacuoles qui prennent des formes filamenteuses pseudo-mitochondriales, très analogues à celles que l'on a constaté dans ces dernières années (fig. 20).

D'autre part, Guilliermond en étudiant la plasmolyse des cellules épidermiques de pétales de Tulipe, a cons-

taté que pendant la phase de contraction de la grosse vacuole remplie d'anthocyane, celle-ci forme sur sa périphérie, par bourgeonnement, une série de petites vacuoles filamenteuses qu'il rapproche des figures décrites par de Vries dans *Drosera* (fig. 21) ; quand on laisse revenir la cellule plasmolysée à son état normal, ces vacuoles se fusionnent de nouveau en une grosse vacuole.

Fig. 21. — Formation de petites vacuoles de forme filamenteuse par bourgeonnement d'une grosse vacuole remplie d'anthocyane, observée pendant la plasmolyse des cellules épidermiques des pétales de *Tulipa suaveolens* (d'après Guilliermond).

Il semble donc que les vacuoles puissent alternativement, selon les phases d'activité physiologique et les conditions physiques de la cellule, se morceler en petites vacuoles, se contracter en se déshydratant, et prendre un aspect semi-fluide, puis ensuite se gonfler par absorption d'eau et se fusionner de nouveau en grosses vacuoles à contenu très fluide. Il est possible d'expliquer par des phénomènes de cet ordre la présence des petites vacuoles à corpuscules colorables par l'hématoxyline ferrique observées à certains stades dans les cellules mères des spores et dans l'oosphère, et qui semblent résulter du morcellement et de la contraction de grosses vacuoles à contenu non colorable. Si l'on admet que le contenu de la vacuole ne se colore que s'il est extrêmement concentré, on s'explique que la

contraction de la vacuole amène la production de corpuscules colorables dans son intérieur.

Il est plus difficile, pour les raisons que nous avons indiquées, d'admettre la théorie de de Vries et Van Tieghem qui considèrent les vacuoles comme de véritables organites incapables de se former autrement que par division de vacuoles préexistantes.

Les phénomènes de morcellement et de contraction, suivis de dilatation et de fusionnement que peuvent subir les vacuoles, qui peuvent être mis en évidence par la plasmolyse, n'excluent pas la possibilité de production *de novo* de nouvelles vacuoles et l'on peut penser qu'à certains moments, les grosses vacuoles arrivant au terme de leur développement se résorbent et sont remplacées par de nouvelles petites vacuoles formées *de novo*. La question est liée à celle du mode d'élaboration des produits qu'accumulent ces vacuoles. Or sur ce point nous ne savons rien. Ces produits sont évidemment élaborés par le cytoplasme et non par les vacuoles, mais nous ignorons s'ils précèdent ou suivent la formation des vacuoles : ils peuvent se diffuser dans des vacuoles préformées au fur et à mesure qu'ils se forment, ou bien se déposer directement dans le cytoplasme sous forme de substances semi-fluides, d'allure pseudo-mitochondriale, qui, douées d'un fort pouvoir osmotique, deviennent le centre de la formation d'une vacuole dans laquelle ils se dissolvent. Il est possible d'ailleurs que les deux modes de formation puissent exister à la fois. On pourrait même admettre aussi que l'élaboration de ces produits s'effectuant d'une manière à peu près constante dans la cellule, détermine la présence dans le cytoplasme de vacuoles permanentes.

Nos recherches n'apportent aucun renseignement

précis sur cette délicate question de l'origine des vacuoles.

3° Structure générale de la cellule. — Nos recherches contribuent à apporter une certaine lumière sur la question de la structure cellulaire, si discutée depuis quelques années. Elles nous conduisent à conclure, avec Guilliermond, que le cytoplasme de la cellule végétale se présente comme une substance d'apparence homogène, contenant en suspension des éléments figurés parmi lesquels il faut distinguer :

A) *Un chondriome*, dont une partie est affectée à la photosynthèse.

B) *Un appareil vacuolaire*, présentant parfois des formes pseudo-mitochondriales, et qui paraît être assimilable aux canalicules de Holmgren de la cellule animale.

C) *Des granulations graisseuses ou lipoïdes*, dont la constance est loin d'être démontrée.

4° Rôle des mitochondries dans l'hérédité. — On a souvent admis que les mitochondries jouent un rôle dans l'hérédité. En réalité, l'hérédité est un phénomène des plus complexes qu'il est très difficile de traduire morphologiquement. On ne saurait donc être assez prudent lorsqu'on envisage cette question. Cependant l'existence de deux variétés de mitochondries, éléments morphologiquement semblables, mais physiologiquement distincts, et qui sont incapables de se former autrement que par division, se transmettant de cellules en cellules, et dont les uns, les plastides ne paraissent pas s'épuiser même après une active élaboration est un point intéressant qui peut peut-être être pris en considération, au point de vue

du rôle possible des mitochondries dans l'hérédité. Si l'on admet, comme le font la majorité des cytologistes, que les chromosomes jouent un rôle dans l'hérédité, du fait qu'ils se transmettent par division d'une cellule à l'autre et participent à la fécondation, il n'y a aucune raison, *a priori*, pour refuser ce rôle aux mitochondries et à notre avis il est légitime de penser que tout élément, qui se propage d'une cellule à l'autre par division, participe à l'hérédité.

Benda et Meves ont été les premiers à formuler l'hypothèse que les mitochondries pourraient jouer un rôle dans l'hérédité. Ils s'appuyaient sur la démonstration qu'ils avaient apportés de la constance de ces éléments dans les cellules sexuelles mâles et femelles et sur ce fait que le chondriome des spermatozoïdes se trouvait toujours dans la partie qui pénètre dans l'œuf lors de la fécondation.

Cette théorie allait à l'encontre de la conception longtemps admise qui attribue au noyau seul un rôle dans l'hérédité laquelle fut combattue par beaucoup d'auteurs en particulier par Meves. Ce savant, sans exclure le rôle du noyau, attribuait aussi au protoplasme un pouvoir de transmission des qualités héréditaires. Godlewsky vint sérieusement appuyer cette hypothèse en réussissant à féconder des œufs d'Oursins dépourvus de noyau avec du sperme de Crinoïdes et obtint des produits de type exclusivement maternel. Ajoutons enfin que si on enlève à des œufs des fragments de protoplasme on provoque généralement des troubles graves du développement. Le cytoplasme joue donc un rôle dans l'ontogénèse. En superposant à ces notions physiologiques les notions cytologiques on entrevoit un rôle possible des mitochondries dans l'hérédité.

L'étude des organes sexuels des Fougères nous a montré au cours de l'évolution de l'anthérozoïde que les éléments mitochondriaux qui y jouent un rôle sont des chloroplastes et des mitochondries inactives. Les premiers sont à l'état de grains dans les cellules mères d'anthérozoïde. C'est à l'état de grain que le chondriome est transmis à la cellule sexuelle proprement dite.

On sait que le jeune anthérozoïde porte un certain temps avec lui une petite vésicule, reste du protoplasme de la cellule mère, dans laquelle les auteurs avaient déjà reconnu la présence de minuscules grains d'amidon. Nos recherches démontrent que cet amidon a pour origine des mitochondries granuleuses et que le corps de l'anthérozoïde proprement dit ne paraît renfermer qu'un chondriome exclusivement formé de mitochondries inactives.

Ces faits permettent de formuler l'hypothèse que la vésicule contenant les petits amyloplastides (anciens chloroplastes) étant toujours caduque, l'apport des mitochondries prédestinées à devenir des chloroplastes ne serait pas nécessaire de la part de l'anthérozoïde[1]. En effet nous savons par nos recherches que les plastides chargés de la fonction chlorophyllienne sont déjà représentés dans l'oosphère. Ces anciens plastides de l'œuf suffiraient donc pour assurer l'hérédité de la fonction chlorophyllienne qui serait donc un caractère exclusivement maternel. Ces petits plastides de la cellule mâle ne paraissent pas nécessaires puisque la cellule femelle en contient déjà. L'anthérozoïde paraît donc s'en débar-

1. Il est bon de faire remarquer que l'absence de plastides dans les anthérozoïdes n'est nullement générale et l'on sait depuis longtemps que les anthérozoïdes des Fucacées renferment toujours un plastide.

rasser en les laissant dans la vésicule. Bien qu'expulsés, ces petits plastides paraissent cependant encore rendre un service. Pendant que l'anthérozoïde est à la recherche d'une oosphère à féconder, ce qui peut durer un certain temps, les petits amyloplastides lui fourniraient, avant que la vésicule ne tombe, la nourriture nécessaire.

On sait que Scherrer et Mottier au cours de leurs travaux sur les Hépatiques ont démontré qu'il n'y a pas de plaste dans les cellules qui forment les anthérozoïdes de ces Végétaux. Le plaste n'est donc pas transmis aux cellules sexuelles mâles. Au contraire, selon Sapehin, il y aurait un plaste dans chaque anthérozoïde, mais Mottier pense que Sapehin aurait confondu le blépharoplaste avec un leucoplaste.

CONCLUSIONS

1° Il existe dans les Cryptogames vasculaires, comme dans les autres Végétaux chlorophylliens, un chondriome composé par deux catégories d'éléments distincts qui conservent leur individualité au cours du développement. L'une de ces catégories correspond aux *plastides ;* l'autre est représentée par des éléments qui ne jouent pas de rôle dans la photosynthèse, que nous désignerons provisoirement sous le nom de *mitochondries inactives*, parce que elles n'ont pas de rôle apparent et que leurs fonctions nous échappent encore. Ces deux catégories d'éléments présentent l'une et l'autre les caractères morphologiques des mitochondries de la cellule animale ; ce sont de petits organites incapables de se former autrement que par division ; elles offrent des formes de grains, bâtonnets, filaments ; elles sont capables de passer de l'une à l'autre de ces formes.

Il est souvent impossible de distinguer ces deux catégories d'éléments dans les cellules du méristème de Fougères et des Equisitinées, dont le chondriome, très semblable à celui de la cellule animale, est représenté par des éléments de même forme et de mêmes dimensions ; mais pendant la différenciation cellulaire, une partie de ces éléments seulement, qui représentent les plastides, tout en conservant les formes caractéristiques des mitochondries, deviennent nettement plus gros que

les autres mitochondries (mitochondries inactives), qui conservent leurs dimensions primitives. La distinction est poussée à l'extrême dans les tissus chlorophylliens où les plastides prennent la forme de gros chloroplastes. Dans quelques cas cependant, on observe même dans, les cellules des méristèmes, une différence très légère de dimension entre les deux catégories, d'éléments. Enfin les deux catégories se distinguent nettement au cours de la formation du sporange. Elles sont toujours très nettes dans tous les stades du développement des Sélaginelles où, dans les méristèmes, il n'existe qu'un seul plastide.

Les caractères morphologiques et histochimiques des plastides ne permettent pas de les séparer, comme l'ont fait Sapehin, Scherrer et Mottier, des mitochondries de la cellule animale. D'autre part les mitochondries inactives présentent également tous les caractères des mitochondries et leur nature mitochondriale ne peut être mise en doute, contrairement à l'opinion de Meves.

Les deux catégories d'éléments répondent donc à la définition des mitochondries et on ne peut trouver un critérium qui permette de les distinguer des mitochondries animales. Nous sommes donc amenés à admettre, avec Guilliermond, que les mitochondries inactives et les plastides constituent deux variétés distinctes de mitochondries évoluant séparément et que cette dualité est la condition de la photosynthèse.

2° Dans toutes les cellules, il existe un système vacuolaire renfermant en quantité plus ou moins grande des substances en solution colloïdale plus ou moins épaisse (composés phénoliques susceptibles de se transformer en anthocyane ou une autre substance paraissant

pouvoir se transformer en composés phénoliques) qui fixent énergiquement les colorants vitaux. Le système vacuolaire se présente dans les cellules embryonnaires assez fréquemment avec des formes pseudo-mitochondriales, à contenu colloïdal très épais, mais qui se différencient nettement des mitochondries par leurs caractères histochimiques. Ces formations doivent être séparées du chondriome. Elles ne correspondent pas aux mitochondries de la cellule animale et doivent plutôt être rapprochées des formations connues dans la cellule animale sous le nom de canalicules de Holmgren et peut-être aussi de l'appareil réticulaire de Golgi.

3° Dans toutes les cellules, il semble exister un nombre plus ou moins considérable de petites granulations, de nature probablement graisseuse ou lipoïde, correspondant aux microsomes de Dangeard. Ces granulations ne se colorent pas par les méthodes mitochondriales et ne peuvent être confondues avec les mitochondries.

4° Nos observations ne peuvent donc confirmer la théorie de Dangeard qui admet que ce sont les formes initiales du système vacuolaire et les microsomes qui correspondent au chondriome de la cellule animale, et que les plastides sont des formations spéciales aux Végétaux chlorophylliens. Ce sont au contraire les plastides et une autre variété de mitochondries, qui coexistent avec eux et que n'a pas vu Dangeard, qui sont homologables au chondriome de la cellule animale.

5° Nos recherches résolvent définitivement la question qui était restée jusqu'ici très obscure de l'origine

et de l'évolution des plastides dans les Cryptogames vasculaires, en démontrant rigoureusement que les plastides sont des organites qui existent dans toutes les cellules et se transmettent par division de l'œuf aux cellules embryonnaires. En même temps elles apportent une contribution à l'étude du cytoplasme de la cellule végétale.

Lyon, le 1er décembre 1920.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

ALVARADO. Plastosomas y leucoplastos en algunas fanerogamas *Trabajos del Laboratorio de Investigaciones biologicas de la Universitad de Madrid*, 1918.

— El chondrioma y el systema vacuolar en las celulas vegetales. *Boletin de la Real Societad Espanola de Historia natural*, 1918.

— Sobre el estudio del condrioma de la celula vegetal con el metodo tano argentico. *Ibid.*, 1918.

— Sobre el verdarero significado del" Sistema de fibrillas, conductor de las excitationes en las plantas de Nemec. *Boletin de la Real Societad Espanola de Historia natural*, 1919.

ALTMANN. Die Elementarorganismen, 2e éd., 1894.

ATHIAS. Recherches sur les cellules interstitielles de l'ovaire des Cheiroptères. *Arch. Biol.*, 1914.

ARBAUMONT (D'). Sur l'évolution de la chlorophylle et de l'amidon dans la tige de quelques végétaux. *Ann. Sc. nat. Bot.*, t. XIII, 1901.

AVADOUROVA. Recherches sur la formation des pigments. *Arch. d'Anat. microscop.*, 1913.

ARNOLDI (W.). Materialien zur Morphologie der Meeressiphoneen *Flora*, Bd. 5, 1913.

ARNOLD (J.). Uber Plasmastrukturen u. ihre funktionelle Bedeutung, Jena, 1914.

BEAUVERIE. Sur le chondriome d'une Urédinée : le *Puccinia malvacearum*. *C. R. Soc. de Biologie*, 1914.

— Sur le chondriome des Basidiomycètes. *C. R. Ac. des Sciences*.

BELAJEFF. *Berichte der d. Bot. Gesellschaft*, 1889 et 1897.

BELZUNG. Recherches sur l'amidon et les grains de chlorophylle. *Ann. Sc. nat.*, Bot, t. V, 1887.

— Nouvelles recherches sur l'origine des grains d'amidon et de chlorophylle. *Ann.*, *Sc. nat. Bot.*, t. XV, 1891.

— Sur le développement de l'amidon. *Journal de Bot.*, 1891.

— Note sur le développement de l'amidon dans les plantes germant à l'obscurité. *Bull. Soc. bot. de France*, t. XIX, 1892.

— Marche totale des phénomènes amylochlorophylliens. *Journ. de Bot.*, 1895.

BENDA. Die Mitochondria. *Ergebn. d. Anat. und. Entwickelungsgeschichte*, 1903.

BERTHOLD. Studien über Protoplasmamechanik, 1886.

BONNIER et LECLERC DU SABLON. Cours de botanique, fasc. IV.

BONNET (J.). L'ergastoplasme des Végétaux, *Anat. Anzeiger*, 1911.

— Recherches sur l'évolution des cellules nourricières du pollen chez les Angiospermes. *Arch. f. Zellforschung*, t. VII, 1912.

BOKORNY. Uber Aggregation. *Jahrb. f. wissensch. Botanik*, 1889.

BOUIN (P. et M). Sur le développement de la cellule mère du sac embryonnaire des Liliacées et en particulier sur l'évolution des formations ergastoplasmiques. *Arch. d'Anat. microscop.*, t. II, 1899.

BOUIN. Ergastoplasma, pseudochromosomes et mitochondries. *Arch. der Botanik*, Bd. XXII, 1891.

BEZSSONOFF. Quelques nouveaux faits concernant la formation du périthèse chez les Erisiphacées, *Soc. mycol.*, 1914. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 1920.

COMBES (Raoul). Recherches microchimiques sur les pigments anthocyaniques. *Assoc. pour l'avanc. des Sciences*, Dijon, 1911.

— Sur la présence dans les feuilles et les fleurs ne formant pas d'anthocyane de pigments jaunes pouvant être transformés en anthocyane. *C. R. Ac. des Sciences*, 1914.

— Recherches sur les glucosides des Plantes. *Rev. gén. Bot.*, 1918.

COURCHET. Recherches sur les chromoleucites. *Ann. Sciences nat. Bot.*, 1888.

COWDRY (n° 4). 1° A comparaison of mitochondria in Plant and animals. *Biological Bull.*, 1917.

— 2° The cytology of the Myxomycètes with special reference to mitochondria. *Biol. Bull.*, 1918.

— 3° Publications of Carnegie Institution, 1918.

CHODAT et BOUBIER. Sur la plasmolyse et la membrane plasmique. *Journal de Bot.*, 1899.

CHODAT. Principes de Botanique.

DELAGE. L'hérédité et les grands problèmes de la Biologie générale, Paris, 1895 et 1903.

DANGEARD. Note sur les corpuscules métachromatiques des Levures. *Bull. Soc. myc. de France*, 1916.

— La métachromatine des Mucorinées. *Ib.*, 1916.

— La métachromatine chez les Algues et les Champignons. *Bull. Soc. myc. de France*, 1916.

— Sur la nature et le rôle du chondriome. *C. R. Ac. Sciences*, 1918.

— Nouvelles recherches sur la nature du chondriome et ses rapports avec le système vacuolaire. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1916.

— Le chondriome du *Saprolegnia*, sa nature et son rôle. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1916.

DANGEARD. Sur la nature et le rôle du chondriome. *C. R. Ac. Sc.*, 1918.

— Sur la distinction du chondriome des auteurs en vacuome, plastidome et sphérome. *Comptes rendus Académie des Sciences.* 1er décembre 1919.

— La structure de la cellule végétale et son métabolisme. *C. R. Ac. Sc.*, 1920.

— Vacuome, plastidome et sphérome chez *Selaginella Kraussiana*, *C. R. Ac. Sciences*, 1920, 22 mars 1920, 1920.

— Vacuome, plastidome et sphérome chez l'*Asparagus verticillatus*, *C. R. Ac. Sciences*, 1920.

DANGEARD (Pierre). Sur l'évolution du système vacuolaire chez les Gymnospermes. *C. R. Ac. Sciences*, 1920.

DERSCHAU (Von). Zum chromatin individual. der Pflanzenzelle. *Arch. f. Zellforschung*, 1914.

DOP. Recherches sur le rôle des différenciations cytoplasmiques du suçoir micropylaire de l'albumen de *Veronica persica*. *Rev. g. Bot.*, 1914.

DUBREUIL. Transformation directe des mitochondries et des chondriocontes en graisse dans les cellules adipeuses. *Comptes rendus société de Biologie*, 1911.

DUESBERG, 1910. Sur la continuité des éléments mitochondr. des cellules sexuelles et des chondriosomes des cellules embryonnaires. *Anat. Anz.*, Bd. 35.

— Les chondriosomes des cellules embryonnaires du Poulet et leur rôle dans la genèse des myofibrilles avec quelques observations sur le développement des fibres musculaires striées. *Arch. f. Zellforschung*, Bd. 4, 1910.

— Plastosomen, « apparato reticulare interno » u. Chromidialapparat. *Erg der Anat. u Entwickelungsgesch.* Bd. 20, 1912.

DUESBERG et HOVEN. Observations sur la structure du protoplasme des cellules végétales. *Anat. Anz.*, Bd. 36.

EBERDT (O). Beiträge zur Entstehungsgeschichte der Stärke. *Jahrb. f. wissensch. Botanik.* Bd. XXII, 1891.

EMBERGER. Sur l'évolution du chondriome dans la racine des Fougères. *C. R. Ac. Sc.*, 1920.

— Sur l'évolution du chondriome dans le sporange des Fougeres. *C. R. Ac. Sc.*, 1920.

— Recherches cytologiques sur les Sélaginelles. *C. R. Ac. Sc.*, 1920.

— Sur les mitochondries végétales et animales (avec Mangenot). *C. R. Soc. biol.*, 1920.

— Etude du chondriome dans les organes sexuels des Fougères. *C. R. Ac. Sc.*, 1920.

ENGLER ET PRANTL. Die natürl. Pflanzenfamilien.

ERIKSSON. Développement primaire du mildiou au cours de la végétation de la pomme de terre. *Rev. g. Bot.*, 1917.

FAVRE et REGAUD. Recherches sur les formations mitochondriales de l'épiderme humain. *C. R. Soc. biolog.*, 1912.

FAMINTZIN (A.). Uber das Schicksal der Chlorophyllkörner in Samen und Keimungen. *Arbeiten d. bot. Laborat. der Akad Petrograd*, 1893.

FAURÉ-FRÉMIET. Etudes sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles. *Arch. d'anat. microscop.*, t. XI, 1911.

— Le cycle germinatif chez l'*Ascaris megalocephala*. *Arch. Anat. microsc.* 1913.

— MAYER et SCHAEFFER. Sur la constitution et le rôle des mitochondries. *Ibid.*, 1909.

FORENBACHER. Die Chondriosomen und Chromatophorenbildung. *Ber. d. d. bot. gesellscheft*, 1912.

GUILLIERMOND (A.). Recherches sur la sporulation des Levures. *C. R. Ac. Sciences*, 1901.

— Recherches cytologiques sur les Levures. *Thèse de Doct. ès Sciences Sorbonne*, 1902.

— Contribution à l'étude de l'épiplasme chez les Ascomycètes. *Rev. g. Bot.*, 1904.

— Les corpuscules métachromatiques. *Bull. Institut Pasteur*, 1905.

— A propos des corpuscules métachromatiques. *Arch. f. Protistenkunde*, 1910.

— Les mitochondries des cellules végétales. *C. R. Ac. Sciences*, 1911.

— Sur la formation des chloroplastes aux dépens des mitochonndries. *C. R. Ac. Sciences*, 1911.

— Sur l'origine des leucoplastes et le mode de formation de l'amidon dans la tubercule de pommes de terre. *C. R. Ac. Sciences*, 1911.

— Nouvelles remarques sur le mode de formation de l'amidon. *C. R. Soc. Biologie*, 1912.

— Recherches sur l'origine des plastes (leuco-chloro et amyloplastes) et sur le mode de formation de l'amidon. *Archives d'Anatomie microscopique*, 1912.

— Sur les mitochondries des Champignons. *C. R. Soc. biol.*, 1913.

— Nouvelles recherches sur le chondriome des Champignons. *C. R. Ac. Sciences*, 1913.

— Sur la formation de l'anthocyane au sein des mitochondries. *C. R. Ac. Sciences*, 1913.

— Observations vitales sur le chondriome des cellules épidermiques de la fleur d'*Iris germanica*. *C. R. Soc. Biol.*, 1913.

— Nouvelles recherches sur le chondriome de *Pustularia vesiculosa*. *C. R. Soc. biol.*, 1913.

— Etat actuel de la question des mitochondries et de leur rôle physiologique. *Rev. gén. Botanique*, 1914.

— Recherches cytologiques sur le mode de formation des pigments anthocyaniques. *Rev. gén. Botanique*, 1914.

GUILLIERMOND (A.). Nouvelles recherches sur le chondriome des cellules épidermiques de la fleur d'*Iris germanica*. *C. R. Soc. biol.*, 1915.
— Recherches sur le chondriome des champignons et des Algues. *Rev. gén. Botanique*, 1915.
— Sur une nouvelle méthode permettant la différenciation des graines d'amidon au sein des mitochondries. *C. R. Soc. biol.*, 1916.
— Recherches sur l'origine des chromoplastes et le mode de formation des pigments carotiniens et xanthophylliens. *C. R. Ac. Sciences*, 1917.
— Observations vitales sur le chondriome des cellules épidermiques de la fleur de Tulipe. *C. R. Ac. Sciences*, 1917.
— Sur les altérations du chondriome de la fleur de Tulipe. *C. R. Ac. Sciences*, 1917.
— Contribution à l'étude de la fixation du cytoplasme. *C. R. Ac. Sciences*, 1917.
— Nouvelles recherches sur les caractères vitaux et les altérations du chondriome dans les cellules épidermiques des fleurs. *C. R. Ac. Sciences*, 1917.
— Sur la nature du chondriome. *C. R. Ac. Sciences*, 1918.
— Remarques sur le chondriome des Champignons, à propos des récents travaux de M. Dangeard. *C. R. Soc. biol.*, 1918.
— Mitochondries et système vacuolaire. *C. R. Ac. Sciences*, 1918.
— Sur la métachromatine et les composés phénoliques. *C. R. Ac. Sciences*, 1918.
— Sur la signification du chondriome. *Rev. gén. botanique*, 1918.
— Sur le chondriome et l'ergastoplasme dans le sac embryonnaire des Liliacées. C. *R. Ac. Sciences*, 1919.
— Sur les caractères du chondriome dans le sac embryonnaire de
— *Tulipa suaveolens* au début de sa différenciation. *C. R. Soc. biol.*, 1919.
— Mitochondries et symbiotes. *C. R. Soc. biol.*, 1919.
— Remarques sur l'origine des plastides. *Ann. Sciences nat.*, 1919.
— Observations vitales sur le chondriome de la cellule végétale et recherches sur l'origine des chromoplastides et le mode de formation des pigments carotiniens et xanthophylliens. *Rev. gén. Botanique*, 1919.
— Sur l'évolution du chondriome dans la cellule végétale. *C. R Ac. Sciences*, 1920.
— Sur les éléments figurés du cytoplasme. *C. R. Ac. Sciences*, 1920.
— Sur la mitochromatine des Champignons. *C. R. Soc. biol.*, 1920.
— Sur l'origine des vacuoles dans quelques racines. *C. R. Soc. biol.*, 1920.
— Sur la coexistence dans la cellule végétale de deux variétés distinctes de mitochondries. *C. R. Soc. biol.*, 1920.

GUILLIERMOND (A.). Observations vitales sur le chondriome des Champignons. *C. R. Soc. biol.*, 1920.

— Sur les relations entre le chondriome et la mitochromatine des Champignons. *C. R. Soc. biol.*, 1920.

— Sur la métachromatine. *C. R. Soc. biol.*, 1920.

— Sur l'évolution du chondriome pendant la formation des grains de pollen des Liliacées. *C. R. Ac. Sciences*, 1920.

— Sur la structure de la cellule végétale. *C. R. Ac. Sciences*, 1920.

— Sur la sphérome de M. Dangeard. *C. R. Soc. Biol.*, 1920.

— A propos de deux notes récentes de M. Dangeard. *C. R. Soc. Biol.*, 1920.

— Nouvelles remarques sur la coexistence de deux variétés de mitochondries dans les Végétaux chlorophylliens. *C. R. Soc. biol.*, 1920.

— Observations vitales sur le chondriome d'un *Saprolegnia*. *C. R. Ac. Sciences*, 1920.

— Nouvelles recherches cytologiques sur un *Saprolegnia*. *C. R. Ac. Sciences*, 1920.

— Caractères distinctifs du chondriome et de l'appareil vacuolaire chez les végétaux. *C. R. Soc. biol.*, 1920.

— Nouvelles recherches sur l'appareil vacuolaire des végétaux. *C. R. Ac. Sciences*, 1920.

— Sur les constituants morphologique du cytoplasme. *C. R. Ac. Sciences*, 1920.

GALIPPE. Nouvelles recherches sur la présence d'éléments vivants dans le tissu musculaire normal (parasitisme et microbiose). *Ac. de médecine*, 1910.

GODFRIN. Anatomie comparée des cotylédons. *Ann. Sc. nat.*, t. XIX, 1884.

GRIS. Recherches microscopiques sur la chlorophylle. *Anat. d. Sc. nat.*, 1857.

GUIEYSSE-PELISSIER. Les différenciations cytoplasmiques. *Rev. gén. Sciences*, 1909.

HABERLANDT. Uber die Entstehung der Chlorophyllkörner in der Keimblätter von *Phaseolus vulgaris*. *Bot. Ztg.*, 1877.

HOVEN, 1911. Du rôle du chondriome dans l'élaboration des produits de sécrétion de la glande mammaire. *Anat. Anzeiger*, Bd. 39.

— 1912. Contribution à l'étude du fonctionnement des cellules glandulaires. Du rôle du chondriome dans la sécrétion. *Arch. f. Zellforschung*. Bd. 8.

JANSSENS, VAN DE PUTE et HELSMORTEL. Le chondriome des Champignons. *La cellule*, 1913.

KOZLOWSKI. Opowstawaniu plastydow z chondrjozomow w komorkach roslinnych. *Acad. de Krakowie*, 1919.

LAGUESSE. Le Pancréas, *Rev. g. Histol.*, 1905.

LAGUESSE. Méthode de coloration vitale des chondriosomes par le vert Janus. *Soc. Biol.*, 1912.

— Mitochondries et symbiotes. *Soc. Biol.*, 1919.

LEVI (G). La costituzione del protoplasma studiata su cellule viventi coltivate in vitro. *Archivio di Fisiologica*, 1916.

LEWIS (R. et H.). Mitochondria in tissue culture. *The American Journal of Anatomie*, 1915.

LEWITZKY. Uber die Chondriosomen in Pflanzlichen Zellen. *Ber. d. d. bot. Gesellsch.*, 1911.

— Die Chloroplastenanlagen in lebenden et fixierten Zellen bei *Elodea. Ibid.*, 1912.

— Die vergleichende Untersuchung über dis Chondriosomen in lebenden et fixierten Pflanzenzellen. *Ibid.*, 1912.

— Die Chondriosomen als Sekretbildner bei Pilzen. *Ibid.*, 1913.

LUMIÈRE (A.). Le Mythe des symbiotes. Masson, éditeur, Paris.

LUNA. Ricerche sulla biologia dei chondriosomi. *Arch. f. Zellforsch.*, 1913.

LUNDGARD. *Jahrb f. wissensch. Bot.*, 1910 et *Arch. f. Zellforschung*, 1911.

LOYEZ (Mlle). Les premiers stades de la vittellogenèse chez quelques Tuniciers. *C. R. Ass. des Anat.*, 1909.

LÖWSCHIN. Myelinformen und Chondriosomen. *Ber. d. Bot. Gesell.*, 1913 et 1914.

— Zur Frage ü. d. Bildung v. Anthocyan in Blättern der Rosen. *Ber. d. d. bot. gesellschaft*, 1914.

MANGENOT (G.). Sur l'évolution du chondriome et des plastes chez les Fucacées. *C. R. Ac. Sc.*, janvier 1920.

— Sur l'évolution du chondriome et des plastes chez les Fucacées. *C. R. Ac. Sc.*, janvier 1920.

— Sur l'évolution du chondriome et des plastes dans l'anthéridie des Fucacées. *C. R. Soc. Biologie*, mars 1920.

— Sur l'évolution du chondriome des Vaucheria. *C. R. Ac. Sc.*, juin 1920.

— Sur l'évolution du chondriome des Floridées. *C. R. Ac. Sc.*, juin 1920.

— Sur les mitochondries animales et végétales (avec Emberger). *C. R. Soc. Biol.*, mars 1920.

MASCRÉ. Sur le rôle de l'assise nourricière du pollen. *C. R. Ac. Sc.*, 1919.

MAXIMOV. Sur les chondriosomes des cellules vivantes des plantes. *Anat. Anzeiger*, 1912.

— Sur les méthodes de fixation et de coloration des chondriosomes. *Soc. Biol.*, 1916.

MEVES. Uber das Vorkommen v. Mitochondrien in Pflanzenzellen. *Ber. d. d. gesellsch.*, 1904 et *Archiv. f. Mikrosc. Anat.*, 1911.

— Die Chloroplastenbildung bei den höheren Pflanzen und die Allinante von A. Meyer. *Ber. d. Deutsch. Bot. ges.*, 1916.

MEVES. Ueber das Vorkommen von M. bezw. chondriomiten in Pflanzenzellen. *Ber. d. d. bot. gesellscheft*, 1904.

— Die chondriosomen als Fräger erblicher Anlagen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 72.

— Historisch Kritische Untersuchungen über die Plastosomen der Pflanzenzellen. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, 1917.

MEYER (A.). Uber die Struktur der Stärkekörner. *Bot. Ztg.*, 1881.

— Uber dis Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. *Ber. d. d. Bot. gesellsch.*, 1911.

— Das Chlorophyllkorn in chem. morpholog. und biolog. Beziehung. Leipzig, 1883.

— Die Allinante Zugleich. ein Antwort auf die Darstellung von Guilliermond. *Ber. d. d. Bot. ges.*, 1916.

MICHAELIS. Die vitale Fartung. *Arch. f. mikr. Anat.*, 1899.

MIKOSCH. Uber die Entstehung der Chlorophylls *sitz d. Kais. Akad. Wien*, 1878.

MILLARDET. Note sur une matière colorante nouvelle découverte dans la Tomate, 1876.

MILLER. The origin of chloroplastes in the cotyledons of *Helianthus annuus. Bot. gaz.*, t. LI, 1911.

MIRANDE. Observation sur le mode de formation cytologique de l'anthocyane. *Ac. Sc.*, 1916.

— Sur le chondriome, les chloroplastes et les corpuscules nucléolaires du protoplasme des *Chara. Ac. Sciences*, 1919.

— Sur la formation cytologique de l'amidon et de l'huile dans l'oogone des *Chara. Ibid.*, 1919.

MOHL. Sur la chlorophylle. *Ann. Sc. nat.*, 1838.

— Sur la structure de la chlorophylle. *Bot. Ztg.*, 1855.

MOREAU (F.). L'origine et la transformation des pigments anthocyaniques. *Soc. Bot. de France*, 1914.

— L'origine de la rhodoxanthine de l'arille de *Taxus baccata. Soc. Bot. France*, 1914.

— Sur l'origine de l'anthocyane dans les divers organes des végétaux. *Soc. Biol.*, 1914.

— Sur l'origine mitochondriale de la lycopine. *Soc. Bot. Fr.*, 1916.

— Le chondriome et la division des mitochondries chez les *Vaucheria. Bull. Soc. Bot. de France*, 1914.

— Sur la formation des corpuscules métachromatiques dans les mitochondries granuleuses. *C. R. Soc. Biol.*, 1914.

MOREAU (Mme). Le chondriome des Urédinées. *Soc. Biol.*, 1914.

MOTTIER. Les chondriosomes et les primordia des chloroplastes et des leucoplastes. *Ann. of Bot.*, 1918.

— Plastides. *Academy of Sciences Proceedings*, 1918.

MULON. Modes de formation du pigment figuré de la cuticule surrénale. *C. R. Soc. Biol.*, 1912.

NEMEC. Sur la néoformation expérimentale des vacuoles dans les cellules entourées d'une membrane. *Sitz. der kais. Akad. Wien*, 1906

NICOLOSI-RONCATI. Formaz. mitoch. negli elementi sem. masch. dell *Helleborus fœtidus. Boll. del' orto bot. della R. Univers. die Napoli*, 1910, t. II.

— Mitochondri, condriosomi nelle cell. veget. *Bull. S. N. ital.*, 1911.

NAEGELI. Das Wachstum der Stärkekörner.

ORMAN. Recherches sur les différenciations cytoplasmiques dans les Végétaux. *La Cellule*, 1912

PENSA. Alcune formazioni endocellulari dei vegetali. *An. Anzeiger*, 1910.

— Osservazioni di morfologia e biologica cellulare nei vegetali. *Arch. f. Zellforsch*, 1912.

— Fatti e considerazioni a proposito di alcune formazioni endocellulari dei vegetali. *Memorie der R. Istituto Lombardo de Sienze e Lettere*, 1917.

PFEFFER. Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vacuolen nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas med. über osmotische Vorgänge. *Abhandl. der math. phys. der Königel Sächsichen Gesell. der Wissench.*, 1890.

POLICARD. Rôle du chondriome dans la formation des cristallisations intracellulaires de la cellule hépatique. *Soc. Biol.*, 1912.

— Attitudes fonctionnelles du chondriome des cellules hépatiques, 1912.

— Sur la structure des mitochondries. *C. R. Soc. Biol.*, 1909.

— Sensibilité des mitochondries à la chaleur. *Soc. de Biolog.*, 1912.

PORTIER. Les symbiotes. Masson, éd., 1919.

PRENANT. L'origine mitochondriale des pigments. *Soc. Biol.*, 1913.

REGAUD. Les mitochondries, organites de la fonction éclectique et pharmacopexique des cellules, *Revue de médecine*, 1911.

— Etudes sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogenèse chez les mammifères. *Arch. d'anat. microsc.*, 1910.

— Mitochondries et Symbiotes. *C. R. Soc. Biologie*, 1919.

RENAUT (J.). De l'activité sécrétoire et de la fonction glandulaire. *Soc. Biol.*, 1909.

RUDOLPH. Chondriosomen et Chromatophoren. *Ber. d. d. Bot. gesellsch.*, 1920.

SACHS. Uber die Keimung des Samens von *Allium Cepa. Bot. Ztg.* 1883.

SAPEHIN. Untersuch. ü. die Individualität der Plastide. *Ber. d. d. Bot. gesell.*, 1913 et Odessa, 1913.

SEIFRIZ. Observations on the structure of Protoplasme by aid of microdissection. *Biological Bull.*, 1918.

SCHERRER. Die Chromatophoren und Chondriosomen von *Anthoceros*. *Ber. d. d. Bot. Ges.*, 1913 et *Flora*, 1914.

SCHILLER. Uber die Entsteh. der Plastiden aus dem Zellkern *öster. Bot. Zeitschrift*, 1909, Wien.

SCHIMPER. Unters. ü. die Entstehung der Stärkekörner. *Bot. Ztg.*, 1880.

— Unters. ü. das Wachstum der Stärkekörner. *Bot. Ztg.*, 1881.

— Unters. ü. die Entwickelung der Chlorophyllkörner und Farbkörner. *Bot. Ztg.*, 1883.

— Unters. ü. die chlorophyllkörner u. die ihnen homol. Gebilde. *Jahrb. f. wissensch. Bot.*, 1885.

— Sur l'amidon et les leucites. *Ann. des Sc. nat.*, 1887.

SMIRNOW. Uber die Mitoch. und die golgischen Bildungen. *An. Hefte*, 1907.

STÖHR. Entstehung der Chlorophyllkörner in d. Epidermis. *Sitz d. Kais. Akad. Wien.*

STRASBURGER. Anlage der Embryosackes, etc., Festschrift, 70ten Geburtstage Haeckels, Iena, 1904.

— Das botaniche Praktikum, 1887.

TRÉCUL. Des formations vésiculaires des cellules végétales. *Ann. Sciences nat.*, 1858.

TSWETT. Etudes de physiologie cellulaire. *Arch. des Sc. nat.* Genève, 1896.

— Sur la membrane périplasmique. *Journ. de Bot.*, 1899.

VAN TIEGHEM. Traité de Botanique.

VERNE (J.). Sur la nature du pigment rouge des Crustacés. *C. R. Soc. Biol.* 1920.

VOUK. Laubfarbe und. Chloroplastenbildung. *Sitz der. k. Akad.*, 1909.

VRIES (A. de). Plasmolytische Studien über die Wand der Vacuolen. *Jahrb. f. rin. Bot.*, 1885.

— Ueber die Aggregation in Protoplasma von *Drosera rotundifolia* *Bot. Ztg.*, 1886.

WAGNER. Recherches sur la formation des plastides dans les grains de pollen de *Veratrum*. *Soc. des Sc. natur. de Kiel*, 1915.

WAKKER. Studien über die Inhaltskörper. Pflanzenzellen. *Jahrb. wiss. Bot.*, 1888.

WEISS. Sitz. der k. Akademie, Wien, 1877.

WENT. Die Vermehrung der normalen Vacuolen durch Theilung. *Jahrb. f. rin. Bot.*, 1888.

WIESNER. Entstehung des Chlorophylls in den Pflanzen. Wien, 1887.

WILSON. Les chondriosomes des spermatozoïdes. *Proceed. of the nat. Acad. of Sc.*, U. S. A., 1916.

WILLSTÄTTER. *Ann. der Chem.*, 1916.

WOYCICKI. Ueber die mitochondrienähnlichen Gebilde in den Gonotokonten und Zonen bei *Malva sylvestris*. *Sitz. wiss. Ges. Warschau*, 1912.

ZIMMERMANN. Beiträge zur Morph. und Physiol. der Pflanzenzellen, 1890-93.

TABLE DES MATIERES

Avant-propos 1
Introduction 3

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE ET TECHNIQUE

I. Etat actuel de la question des mitochondries 5
1° Recherches sur la cellule animale 5
2° Recherches sur la cellule végétale 10
II. Historique de la question du chondriome et de l'origine des plastides chez les Ptéridophytes 43
III. Technique 49

CHAPITRE II

RECHERCHES PERSONNELLES : LES FAITS

I. Etude cytologique des filicinées 54
I. Etude cytologique des cellules sexuelles 54
II. Etude cytologique de la racine 66
III. Etude cytologique de la tige 74
IV. Etude cytologique de la feuille 79
V. Etude cytologique du sporange 85
II. Etude cytologique des Equisétinées 95
I. Etude cytologique de la racine 95
II. Etude cytologique de la tige et de la feuille 98
III. Etude cytologique du sporange 101
III. Etude cytologique des Lycopodinées 106

CHAPITRE III

RÉSUMÉ, INTERPRÉTATION DES FAITS ET CONCLUSIONS

I. Résumé des résultats 117
A. Le chondriome 117

B. Le système vacuolaire 124
C. Microsomes 126
II. Interprétation des faits et considérations générales 128
1° Le chondriome et l'origine des plastides 128
A. Théorie de Dangeard 130
B. Théorie de Pensa et Lewitsky 139
C. Théorie de Scherrer, Sapehin et Mottier . . . . . .
D. Théorie de Guilliermond 147
E. Interprétation de l'auteur 155
2° Le système vacuolaire 158
3° Rôle des mitochondries dans l'hérédité 166
III. Conclusions 170
Index alphabétique 175

ÉVREUX, IMPRIMERIE CH. HÉRISSEY

PLANCHES

PLANCHE I

Prothalle des Polypodiacées.
Anthéridie d'Adiantum capillus Veneris.

(Figures réduites de 1/4.)

Fig. 1. — Cellule épidermique de prothalle destinée à évoluer en anthéridie. Début de la transformation : les chloroplastes (P) résorbent leur amidon. La cellule est encore pleine de composés phénoliques en plages remplissant de grandes vacuoles (C P). Mitochondries inactives (M). Sous la cellule fragment cellulaire d'une cellule ordinaire du prothalle avec ses chloroplastes : 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 2. — Cellule épidermique de prothalle destinée à évoluer en anthéridie à un stade plus avancé que 1. Les chloroplastes (P) ne sont plus que des fuseaux. Les vacuoles sont plus petites, les composés phénoliques (C P) plus rares. Mitochondries inactives (M). 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 3. — Cellule entourant l'anthéridie mûre. 1/12e et oc. comp. 6.
P = Chloroplastes, M mitochondries inactives. C P. Composés phénoliques.

Fig. 4. — Jeune cellule mère primordiale des anthérozoïdes. On distingue les anciens chloroplastes (P) devenus chondriocontes, certains ont encore l'allure de plastides, à côté de mitochondries inactives (M). 1/12e et oc. comp. 12.

Fig. 5. — Cellules mères primordiales des anthérozoïdes plus évoluées. Chondriocontes provenant des anciens plastes ; bâtonnets et mitochondries granuleuses inactifs à peine reconnaissables des plastes. 1/12e et oc. comp. 12.

Fig. 5 *a*. — Jeune sac embryonnaire de Tulipe, d'après Guilliermond 1.500 fois.

Fig. 6 et 7. — Cellules mères d'anthérozoïdes. Mitochondries granuleuses. 1/12e et Oc. comp. 12.

Fig. 8 et 9. — Anthérozoïdes formés dans la cellule mère montrant le chondriome de la future vésicule. Le chondriome visible est constitué par les anciens chloroplastes élaborant maintenant de minuscules grains d'amidon. Le chondriome n'a pas été différencié dans le corps spiralé ; cet organe apparaît ainsi en noir. 1/12e et oc. comp. 12.

Fig. 10 à 13. — Anthérozoïdes mûres : deux rangées de mitochondries granuleuses. 1/12e et oc. comp. 12.

Fig. 13 *a*. — Spermatozoïde de *Bombinator*, d'après Champy.

PLANCHE I

Evolution cytologique de l'anthérozoïde des Fougères.

PLANCHE II

Prothalle des Polypodiacées.
Oosphère.

(Figures réduites de 1/4.)

Fig. 1. — Cellule du prothalle de Polypodiacées : gros chloroplastes remplis d'amidon (P), grandes vacuoles remplies de composés phénoliques précipités en plages et en grains (C P). 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 2. — Oosphère très jeune en voie de formation : chondriocontes provenant des anciens plastes, mitochondries en bâtonnets et grains. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 3. — Cellule entourant une oosphère jeune (chloroplastes (P) et mitochondries inactives accolées aux plastes (M). V = vacuoles à composés phénoliques. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 4. — Cellule du col d'une jeune archégone : chondriocontes (anciens plastes (P) et mitochondries inactives (M). V = vacuole. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 5. — Jeune oosphère plus évoluée (comme fig. 2). Les vacuoles disparaissent. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 6. — Oosphère plus évoluée que 6; chondriocontes typiques (anciens plastes). Les vacuoles (V) sont réduites à de très petites vacuoles renfermant un corpuscule coloré. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 7. — Oosphère avant la maturité : chondriome granuleux et vacuoles (V). 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 8. — Cellule entourant l'oosphère des stades 6 et 7. 1/12e et oc. comp. 6. (P = chloroplastes, M = mitochondries inactives, V = vacuole à composés phénoliques accolés aux plastes).

Fig. 9. — Oosphère mûre : les éléments mitochondriaux s'allongent de nouveau. Vacuoles (V). 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 10. — Oosphère mûre prête à recevoir l'anthérozoïde. 1/12e et oc. comp. 6. Les mitochondries inactives ne se distinguent plus des plastes.

Fig. 11. — Cellule entourant l'oosphère mûre. 1/12e et oc. comp. 6. (P = chloroplastes, M = mitochondries inactives).

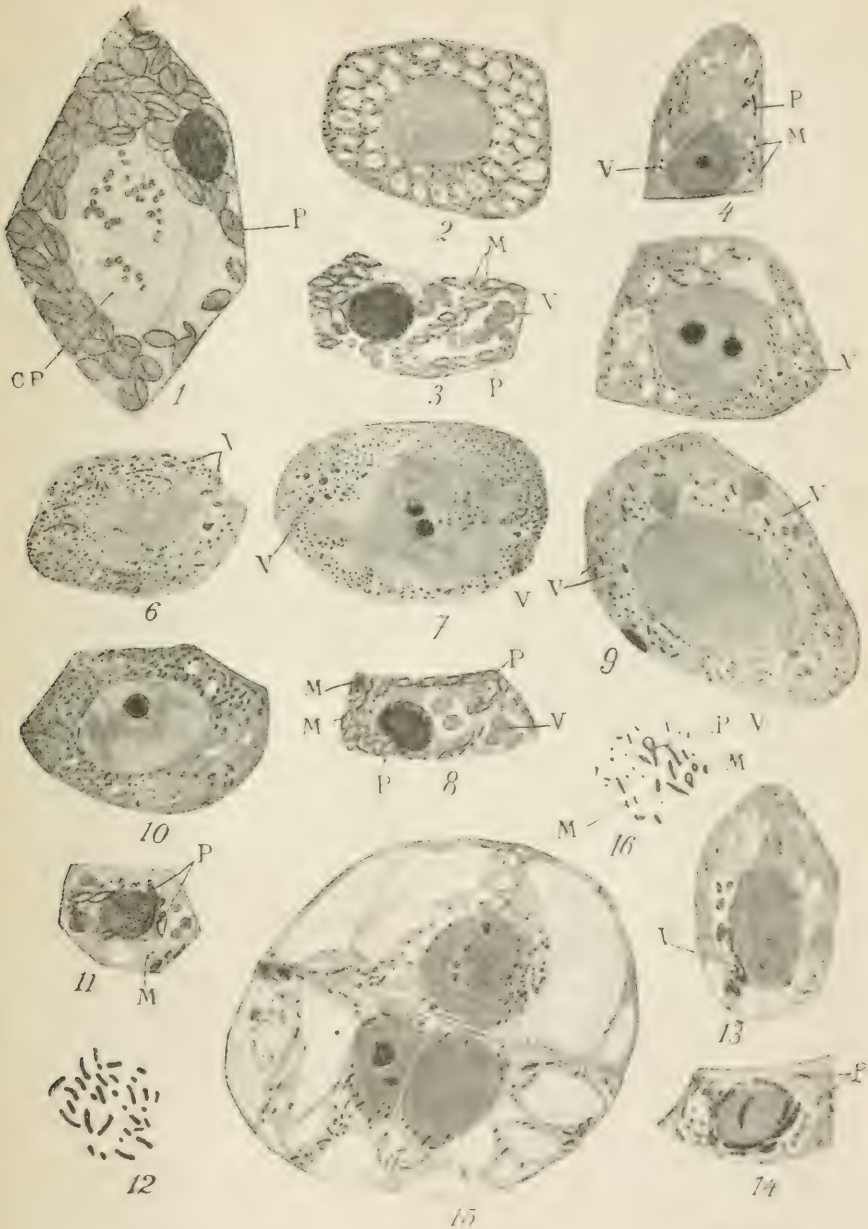
Fig. 12. — Chondriome de l'oosphère mûre vu à un très fort grossissement environ 2.500 fois.

Fig. 13. — Cellule du col d'un archégone presque mûr. Les vacuoles V disparaissent. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 14. — Cellule entourant l'oosphère fécondé. Les plastes (P) ont entièrement résorbé leur amidon. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 15. — Embryon de 4 cellules d'*Adiantum capillus Veneris :* plastides, chondriocontes, bâtonnets et grains. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 16. — Détail du chondriome de l'embryon figure 15, vu à 2.000 fois. Les deux variétés de mitochondries sont visibles. (P = Plastides, M = Mitochondries inactives).



Einberger, del.

PLANCHE II

Evolution cytologique de l'oosphère des Fougères.

PLANCHE III

Racine d'Athyrium Filix femina.

(Figures réduites de 1/4.)

Fig. 1. — Cellule apicale de racine : Mitochondries élaboratrices P, petits chondriocontes, bâtonnets et grains inactifs M. 1/12e et oc. comp. 6.

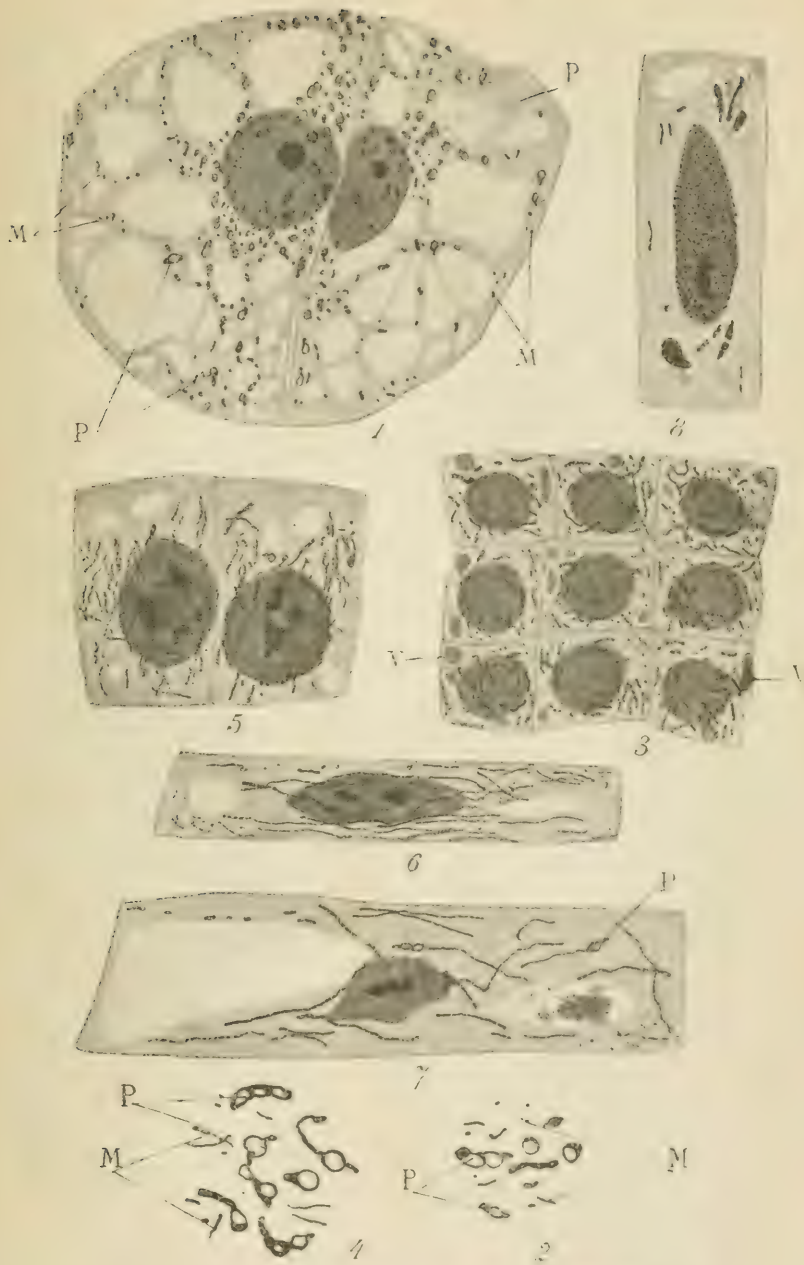
Fig. 2. — Chondriome de la cellule apicale 1 vu à un grossissement de 3.000 fois montrant les deux variétés de mitochondries (P = Plastide, M = Mitochondries inactives).

Fig. 3. — Parenchyme cortical : amyloplastides en forme de chondriocontes épais, mitochondries inactives sous forme de bâtonnets, grains et parfois minces chondriocontes. 1/12e et oc. comp. 6. V = Vacuoles remplis de composés phénoliques.

Fig. 4. — Chondriome de la figure 3 vu à un grossissement de 3.000 fois, montrant les deux variétés de M. (P = Plastides, M = Mitochondries inactives.

Fig. 5. — Cellules du cylindre central près de la cellule apicale : l'amidon se résorbe.

Fig. 6 et 7. — Cellules du cylindre central. Longs chondriocontes portant çà et là un petit grain d'amidon (P) non résorbé, bâtonnets et grains.



Emberger, del.

PLANCHE III

Evolution cytologique de la racine des Fougères.

PLANCHE IV

Tige et feuille de Fougères.

(Figures réduites de 1/4.)

Fig. 1. — Cellules du point végétatif d'une feuille d'*Athyrium Filix mas :* courts chondriocontes, bâtonnets et grains. Composés phénoliques dans les vacuoles (V). 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 2. — Cellules du point végétatif d'une feuille d'*Athyrium Filix mas*, à un stade plus évolué que 1. Les chloroplastes se forment. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 3. — Chondriome d'une cellule du stade de la figure 2, vu à un fort grossissement. 1/12e et oc. comp. 12. P = futurs chloroplastes, M = mitochondries inactives.

Fig. 4. — Méristème foliaire d'*Athyrium Filix mas*, avec ses jeunes chloroplastes et les mitochondries inactives. P = jeunes chloroplastes, M = mitochondries inactives. 1/12e et oc. comp. 12.

Fig. 5. — Cellule apicale de la tige de *Pteris aquilina* (coupe oblique) plastides et mitochondries inactives en courts bâtonnets et grains. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 6. — Cordon procambial de la tige de *Pteris aquilina :* allongement des éléments du chondriome. M = Méristème stélique. 1/12e et oc. comp. 6.

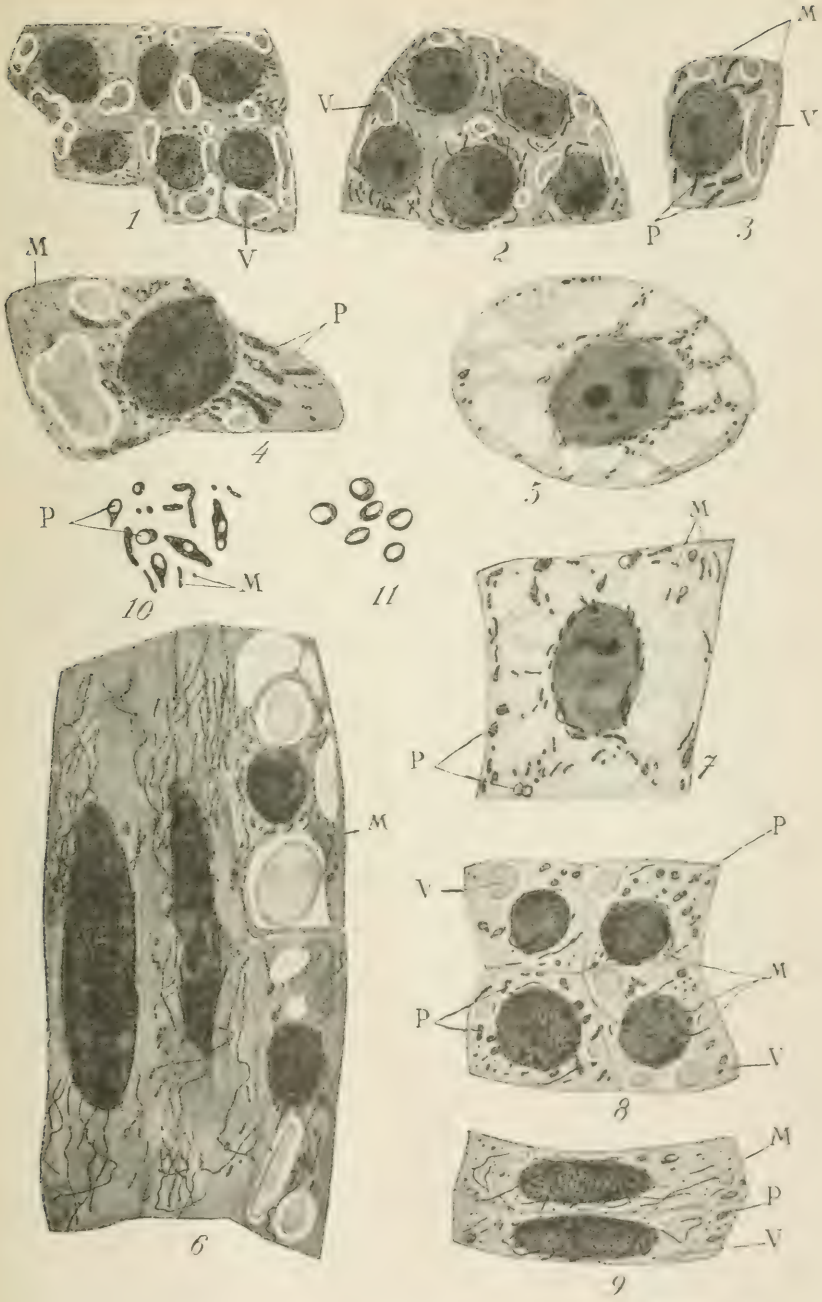
Fig. 7. — Parenchyme stélique .1/12e et oc. comp. 6 (Plastides P et mitochondries inactives M).

Fig. 8. — Parenchyme cortical de *Pteris aquilina :* plastides (P), chondriocontes, bâtonnets et grains inactifs M. 1/12e et oc. comp. 6. V. vacuole à composé phénolique.

Fig. 9. — Parenchyme cortical très jeune de *Pteris aquilina :* petits plastides (P), chondriocontes, bâtonnets et grains inactifs (M). 1/12e et oc. comp. 6. V. vacuole à composé phénolique.

Fig. 10. — Chondriome de la figure 7 vu à un très fort grossissement (P. = Plastes, M = Mitochondries inactives).

Fig. 11. — Amyloplastides des figures 8 et 9 vus à un très fort grossissement.



Emberger, del.

PLANCHE IV

Évolution cytologique de la feuille et de la tige des Fougères.

PLANCHE V

Sporange d'une Fougère (Scolopendrium vulgare et Asplenium ruta muraria).

(Figures réduites de 1/4.)

Fig. 1 à 4. — Très jeunes Sporanges de *Scolopendrium vulgare*. 1/12e et oc. comp. 6. P = Chloroplastes, M = Mitochondries inactives.

Fig. 5. — Détail du chondriome des figures 1 à 4 vu à un plus fort grossissement (1/12e et oc. comp. 12) et montrant les deux variétés de mitochondries : Chloroplastes et mitochondries inactives.

Fig. 6. — Sporange d'*Asplenium ruta muraria*, au début du stade cellules mères primordiales. Les chloroplastes résorbent leur amidon et se transforment en chondriocontes. A côté d'eux coexistent des chondriocontes, des mitochondries en bâtonnets et en grains. 1/12e et oc. comp. 6. c = chloroplastes, ch = chondriocontes (anciens chloroplastes), f = chloroplastes fusiformes, m = mitochondries inactives.

Fig. 7. — Détail du chondriome de la figure 6 vu à un très fort grossissement et montrant tous les stades de transformation des chloroplastes en chondriocontes, ainsi que la variété de mitochondries inactives.

Fig. 8. — Autre stade de cellules mères primordiales d'*Asplenium ruta muraria*. Stade plus évolué que figure 6. 1/12e et oc. comp. 6. c = chloroplastes, ch = chondriocontes (anciens chloroplastes), m = mitochondries inactives, f = chloroplastes fusiformes.

Emberger, del.

PLANCHE V

Évolution cytologique du sporange des Fougères.

PLANCHE VI

Sporange de Fougères. (*Suite.*)

(Figures réduites de 1/4.)

Fig. 1. — Sporange d'*Asplenium ruta muraria*, au début du stade cellules mères. Chondriocontes provenant en partie des chloroplastes, bâtonnets et grains dans les cellules mères et dans les couches nourricières. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 2. — Cellules mères d'*Asplenium ruta muraria*, entourées de l'assise nourricière. (Fragment de l'intérieur d'un sporange arrivé à ce stade.) Dans les cellules mères, tous les éléments mitochondriaux se sont segmentés, alors que dans l'assise nourricière ils n'ont pas encore subi de transformation. Les plus gros grains et les plus gros chondriocontes sont les anciens chloroplastes. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 3. — Cellules mères de *Pteris aquilina*, au moment de la formation des spores. Chondriome entièrement granuleux et en courts bâtonnets. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 4. — Spore de *Pteris aquilina* : bâtonnets et grains dont les plus gros sont les futurs chloroplastes. 1/12e et oc. comp. 6 (P. futurs chloroplastes. M. mitochondries inactives).

Fig. 5. — Détail du chondriome de la cellule mère de la figure 2. Les plus gros de ces éléments sont les anciens chloroplastes, les autres plus petits sont les mitochondries inactives.

Fig. 6. — Détail du chondriome de l'assise nourricière de la figure 2. Il y a une légère différence de chromophilie entre les divers éléments. Les plus noirs représentent les anciens plastes, les autres les mitochondries inactives.

Emberger, del.

PLANCHE VI

Évolution cytologique du sporange des Fougères.

PLANCHE VII

Stomate des Fougères et des Sélaginelles.

(Figures réduites de 1/4.)

Fig. 1 à 5. — Evolution d'un stomate de *Scolopendrium vulgare*. On distingue bien les deux variétés de mitochondries (chloroplastes et mitochondries inactives), excepté dans 4 et 5 où seuls les chloroplastes sont visibles la différenciation à l'alun de fer ayant été trop poussée. 1/12e et oc. comp. 6 P = chloroplastes, M = Mitochondries inactives.

Fig. 6. — Cellule épidermique de feuille de *Scolopendrium vulgare*, montrant ses chloroplastes et ses mitochondries inactives. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 7. — Détail du chondriome d'un jeune stomate (fig. 1). Les éléments les plus gros et les plus chromophiles sont les plastes. 1/12e et oc. comp. 12.

Fig. 8. — Cellules de la base du tubercule foliaire de *Selaginella emelliana*. Chaque cellule contient un plaste (P) ; puis des chondriocontes, des bâtonnets et des grains mitochondriaux inactifs M. 1/12e et oc. comp. 6. V = vacuole.

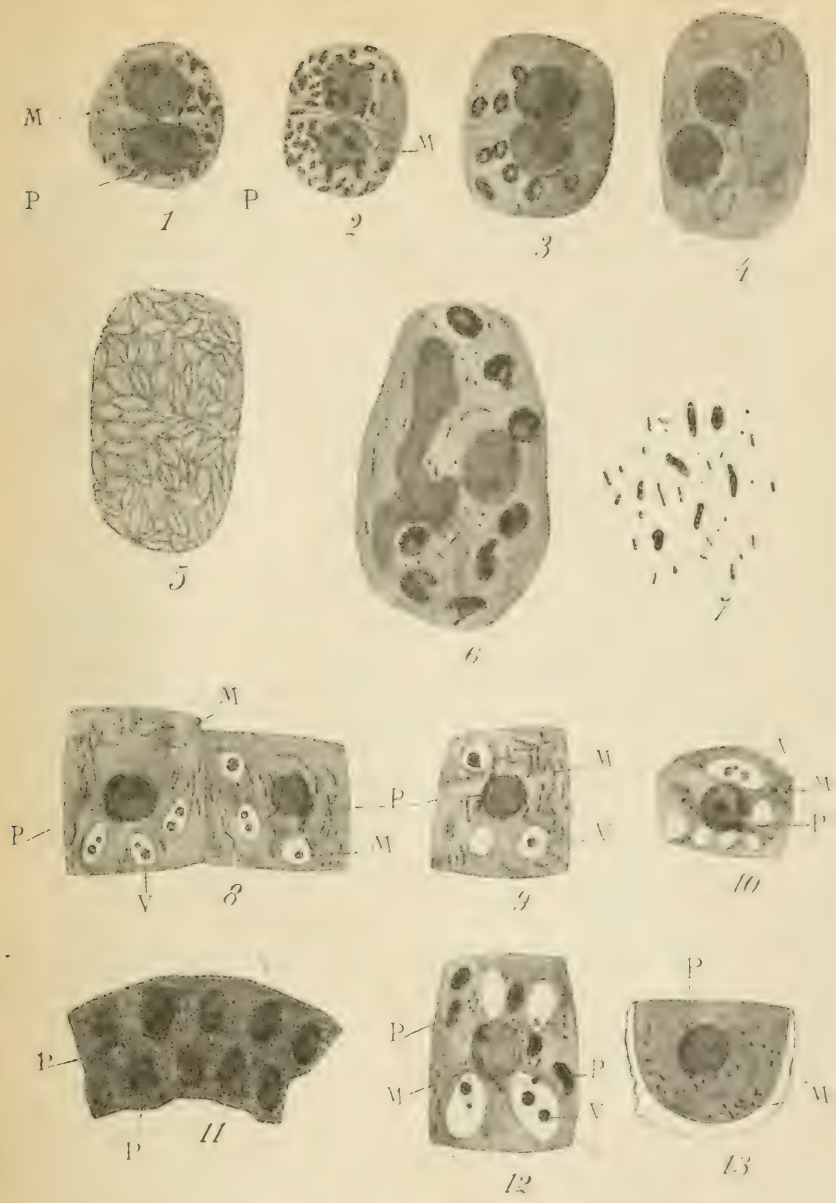
Fig. 9. — Cellule entre la base et la pointe du tubercule foliaire de *Selaginella emelliana*. Chaque cellule contient un plaste (P) accolé au noyau, puis des chondriocontes, des bâtonnets et des grains inactifs (M) 1/12e et oc. comp. 6. V = vacuole.

Fig. 10. — Cellule de la pointe du tubercule foliaire de *Selaginella emelliana*. Un plaste (P) et des mitochondries granuleuses inactives M. 1/12e et oc. comp. 6. V = vacuole.

Fig. 11. — Méristème de la tige aérienne de *Selaginella emelliana*. Un plaste par cellule (P), à côté mitochondries granuleuses et de vacuoles, contenant une substance inconnue, qu'il est impossible de distinguer des mitochondries. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 12. — Cellule âgée d'une feuille de *Selaginella emelliana*. Quelques chloroplastes (P), des bâtonnets et des mitochondries granuleuses inactives (M). 1/12e et oc. comp. 6. V = vacuole à composé phénolique.

Fig. 13. — Fragment de spore de *Selaginella emelliana*. Un plaste (P) et mitochondries en bâtonnets et grains (M). 1/12e et oc. comp. 6.



Emberger, del.

PLANCHE VII

Évolution cytologique du stomate des Fougères. Évolution cytologique des Sélaginelles.

PLANCHE VIII

Racine et tige aérienne d'Equisetum.

(Figures réduites de 1/4.)

Fig. 1. — Cellule de racine d'*Equisetum limosum*, situées tout près de la cellule apicale : Chondriome composé de plastides (P) et de mitochondries inactives (M). 1/12e et oc. comp. 12.

Fig. 2. — Parenchyme cortical de racine d'*Equisetum arvense*, assez évolué. On distingue admirablement les deux variétés de mitochondries : les plastides (P) et les mitochondries inactives (M). 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 3. — Ecorce de la racine d'*Equisetum arvense*. Les plastides se sont développés et sont devenus des plastes typiques (P). Coexistence d'autres mitochondries (M). 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 4. — Chondriome de la figure 1 vu à un grossissement de 3.000 fois P = Plastides, M = Mitochondries inactives.

Fig. 5. — Chondriome de la figure 2 vu à un grossissement de 3.000 fois P = Plastides, M = Mitochondries inactives.

Fig. 6. — Point végétatif de la tige aérienne d'*Equisetum arvense*, contenant un chondriome, dans lequel il est impossible de distinguer les jeunes plastides des autres mitochondries ; quelques chondriocontes cependant élaborent de l'amidon. 1/12e et oc. comp. 12.

Planche VIII

Évolution cytologique de la racine et de la feuille d'*Equisetum*.

PLANCHE IX

Tige et sporange d'Equisetum.

(Figures réduites de 1/4.)

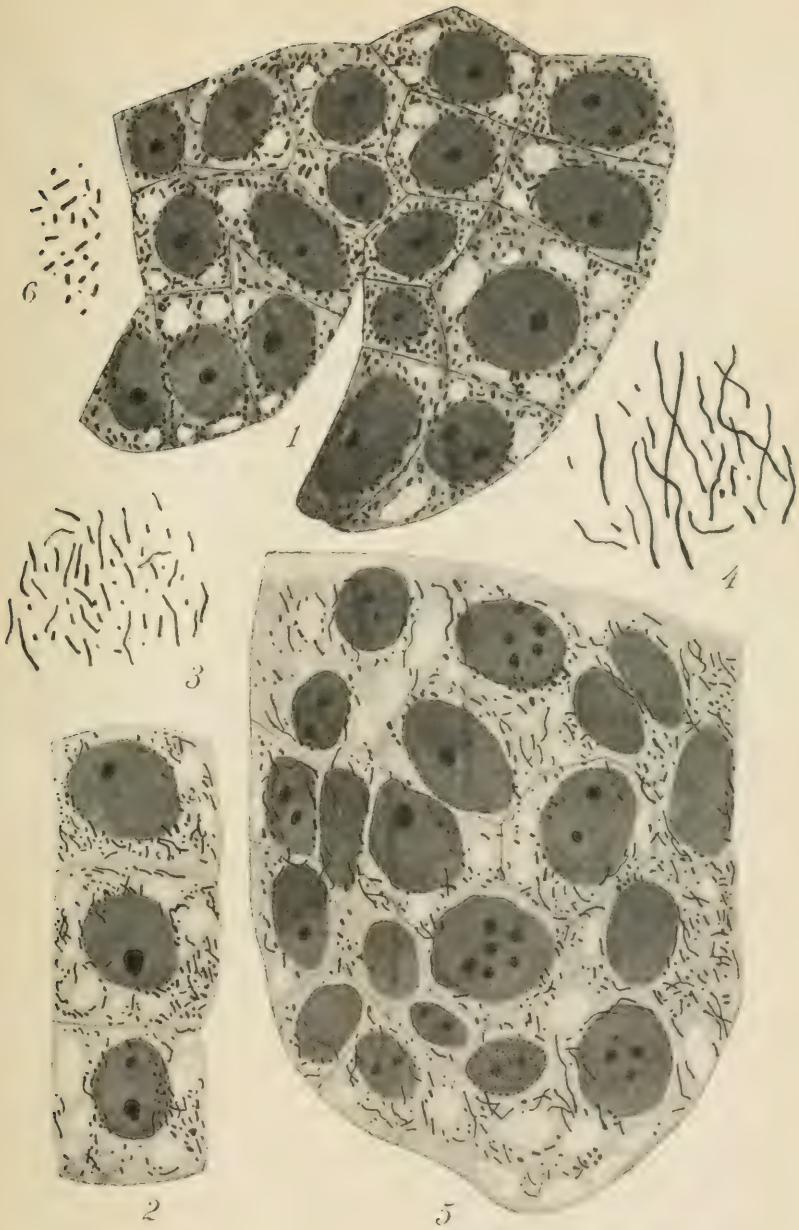
Fig. 1. — Très jeune tige d'*Equisetum limosum*. Chondriome absolument homogène semblable à celui du sac embryonnaire de Tulipe de la Planche I figure 5 *a*. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 2. — Cellules mères primordiales de sporange d'*Equisetum limosum*, 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 3 et 4. — Chondriomes des cellules du stade de la figure 2 vu à un très fort grossissement. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 5. — Très jeune sporange d'*Equisetum limosum*. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 6. — Chondriome de la figure 1 vu à un très fort grossissement.



Emberger, del.

PLANCHE IX

Évolution cytologique de la tige et du sporange d'*Equisetum*.

PLANCHE X

Sporange d'Equisetum. (*Suite.*)

(Figures réduites de 1/4.)

Fig. 1. — Début du stade cellule mère du sporange d'*Equisetum limosum*. Chondriome sous forme de chondriocontes, de bâtonnets et de grains. Les vacuoles deviennent de plus en plus petites. Les éléments mitochondriaux se sectionnent. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 2. — Cellules mères du sporange d'*Equisetum limosum*. Bâtonnets et grains mitochondriaux et figures vacuolaires V.

Fig. 3. — Chondriome de la figure 1 vu à un très fort grossissement et montrant les deux variétés de mitochondries. 1/12e et oc. comp. 12.

Fig. 4. — Fragment de chondriome de la figure 2 vu à un très fort grossissement montrant les plastides (P) et les mitochondries inactives (M). (Le cytoplasme à été teinté afin de voir les vacuoles V). V = figures vacuolaires. 1/12e et oc. comp. 12.

Fig. 5. — Figures vacuolaires (V) dans les cellules mères de spores d'*Equisetum limosum*.

Fig. 6 et 7. — Fragments de spores d'*Equisetum arvense* : plastes et mitochondries inactives. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 8. — Détail du chondriome de la spore d'*Equisetum arvense*, vu à un très fort grossissement. (P = Plastide, M = Mitochondrie granuleuse).

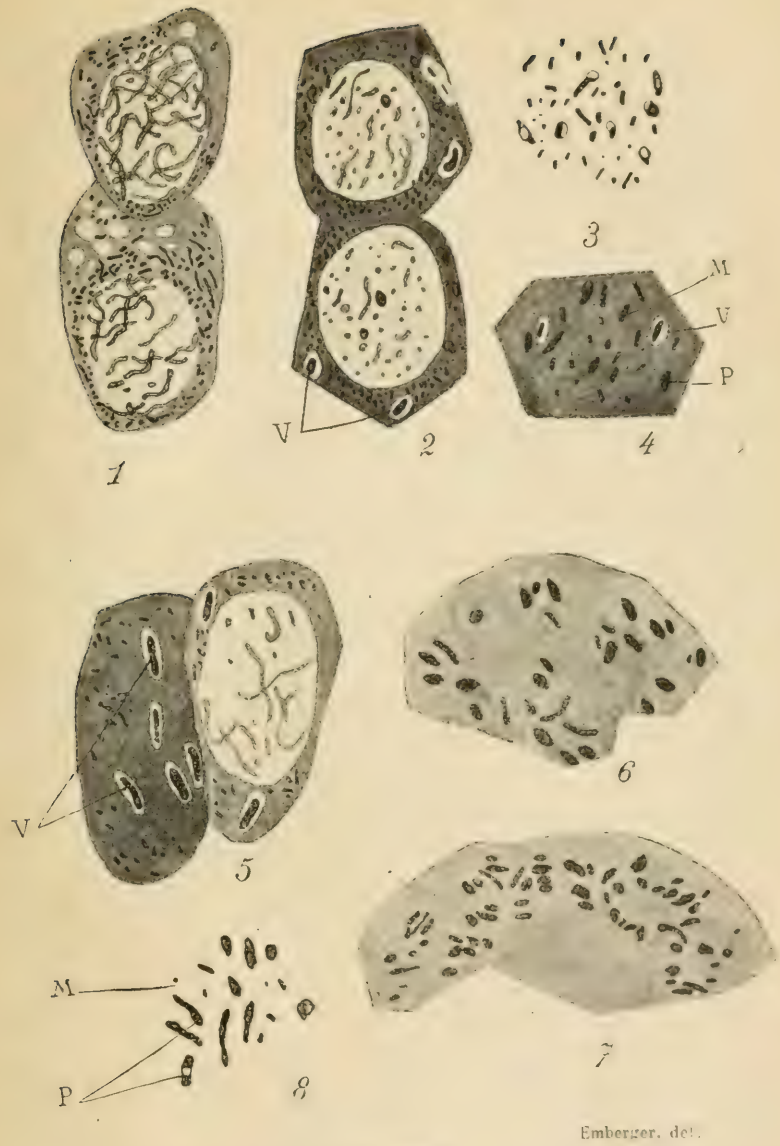


PLANCHE X

Évolution cytologique du sporange d'*Equisetum*.

ÉVREUX, IMPRIMERIE CH. HÉRISSEY

BINDING SECT. APR 2 - 1965

QK
521
E5

Emberger, Louis
Recherches sur l'origine et l'évolution des plastides chez les ptéridophytes

Botany

QK 521 E5

Author Emberger, Louis

Title Recherches sur l'origi
plastides chez les pté

DATE	NAME

CA
U

UTL AT DOWNSVIEW
D RANGE BAY SHLF POS ITEM C
39 11 03 10 12 007 8